

## ÉLÉMENTS ANCIENS DE L'ENTOMOFAUNE NÉOTROPICALE : SES IMPLICATIONS BIOGÉOGRAPHIQUES

par Gonzalo HALFFTER \*

Escuela nacional de Ciencias Biológicas  
Instituto Politécnico Nacional  
México 17, D. F.

### INTRODUCTION

Nous espérons présenter dans ce travail une théorie cohérente des éléments et des mécanismes qui sont intervenus dans la formation de l'entomo-faune néotropicale actuelle et dans celle des groupes qui en sont dérivés et se sont répandus dans la zone de transition mexicaine et dans les États-Unis. Les mécanismes biogéographiques que nous analysons ici ne sont pas, cela va sans dire, réservés exclusivement aux Insectes. Les mêmes considérations peuvent s'appliquer à n'importe quel groupe de plantes ou d'animaux anciens, c'est à dire ayant leurs caractères morphologiques essentiels déjà établis avant le Cénozoïque.

Nous désirons dépasser dans notre exposé la longue controverse qui oppose les partisans et les adversaires de la dérive continentale ; à cette confrontation, au caractère de polémique biogéographique, doivent se substituer des hypothèses de synthèse.

La théorie de la dérive des continents fournit actuellement un vaste champ d'étude pour la géophysique. Laissons la discussion de ses mécanismes à cette science et essayons, nous, les zoologistes, de trouver une explication complète à la formation de la faune américaine actuelle et à ses relations passées avec la faune des autres continents. Dans ce but nous baserons nos hypothèses sur autant de dates connues que possible (zoologiques, botaniques, paléontologiques, géologiques, etc..) en prenant soin de n'introduire que le minimum de distorsion subjective. Tel est notre objectif en essayant de présenter une théorie de synthèse qui réunisse deux points de vue : les possibilités biogéographiques dérivées des contacts gondwaniens et des routes d'émigration qui en découlent afin d'expliquer une série de similitudes dans des ensembles faunistiques que de nombreux caractères font considérer comme anciens ; et également les rapports et les concepts que Simpson et ses successeurs ont établis pour la zoogéographie de l'Amérique durant le Cénozoïque.

Il nous faut reconnaître que le groupe d'auteurs qui débute avec Matthew et culmine avec des figures comme Simpson, Darlington et Mayr a fourni un énorme apport d'idées et d'informations, bien que nous ne soyons pas toujours d'accord avec leurs hypothèses sur la distribution des groupes anciens. Tous ces savants ont apporté une brillante contribution à la Zoogéographie, probablement la plus importante dans les décennies quarante et cinquante de notre siècle. Ce groupe n'a jamais prétendu constituer une École avec l'unité de concepts que ce terme implique. Tous ces auteurs ont cependant beaucoup de points communs : ils n'admettent pas l'influence des contacts gondwaniens sur les affinités biogéographiques de la faune actuelle et ne prennent donc pas en considération dans leur

\*. Professeur Titulaire SEDICT-COFAA. Instituto Politécnico Nacional, México.

argumentation paléogéographique l'hypothèse de l'existence du continent de Gondwana et de sa fragmentation et dérive ultérieures. Ils considèrent que la distribution actuelle des continents peut expliquer *totalem* le passé de la dispersion des groupes d'animaux actuels, et, ce qui n'est pas la caractéristique la moins importante, ils emploient les Vertébrés comme sujets de leurs analyses zoogéographiques. Reig (1968) groupe ces auteurs sous la dénomination de *courant holartéarctiste*.

Nous comprenons les inconvénients que présente la réunion sous une dénomination commune d'un ensemble de personnalités scientifiques qui ont toutes fourni des contributions originales de première importance et qui ne suivent pas toujours les mêmes concepts ; le plus hétérodoxe de ces auteurs est peut-être le plus brillant d'entre eux : Darlington. Toutefois on trouve beaucoup de notions communes dans leurs raisonnements zoogéographiques et quand nous essayons de les mettre en valeur nous employons alors le terme de courant holartéarctiste.

Comme la famille des Scarabacidae représente le groupe d'animaux pour lequel nous avons une connaissance taxonomique directe, beaucoup de nos exemples sont pris parmi ces Coléoptères, ce qui ne veut pas dire que la valeur de nos conclusions soit limitée aux seuls Scarabacidae ; ceux-ci figurent uniquement comme exemples typiques de phénomènes généraux.

## ORIGINES DE LA FAUNE NÉOTROPICALE

Étant donné que nous désirons exposer un ensemble d'hypothèses et de déductions constituant une théorie propre tout en tenant compte des limitations d'extension, nous nous voyons obligés d'employer un ton catégorique et synthétique et de réduire au minimum les exemples et les références bibliographiques. Nous nous en excusons d'avance. Le lecteur qui désirerait connaître la littérature qui nous a servi de base la trouvera, en grande partie, dans de récents travaux de synthèse : Udvardy (1969), Reig (1968), Rapoport (1968), qui complètent le traité classique de Darlington (1957) ainsi que son livre postérieur sur les faunes australes des continents du Sud (1965).

### 1. — DÉFINITION DE QUELQUES TERMES

La Zoogéographie est une science jeune avec une terminologie en formation. Très souvent les discussions naissent de simples différences sémantiques. Nous considérons donc comme opportun de préciser quel sens nous accordons à certains termes.

*Faune*. — Ensemble d'animaux qui habitent une aire déterminée. L'extension de l'aire est variable, allant d'une montagne à une région zoogéographique, mais elle devra toujours avoir des limites géographiques précises. Les animaux intégrés dans une faune ne doivent pas forcément avoir une origine ou une histoire biogéographique communes. Le fait de former une faune indique uniquement qu'ils coexistaient en un espace déterminé pendant une période de temps précise.

*Horofaune et cénoeron*. — Le terme horofaune est proposé par Hobart M. Smith (1949 : 220), celui de cénoeron par Osvaldo Reig (1962, 1968 : 218). Ces deux termes sont en grande partie équivalents, quoique le deuxième comprend aussi bien animaux que végétaux. Nous considérons comme horofaune ou cénoeron l'ensemble des organismes ayant pour origine une aire déterminée, coexistant pendant un laps de temps prolongé, et ayant pour cette raison une histoire biogéographique commune.

Cette définition n'implique pas une origine absolument synchrone et sympatrique, mais suppose une évolution parallèle dans les mêmes conditions biogéographiques : arrivée d'immigrants compétitifs, grands changements climatiques, possibilités d'immigration, etc ; et l'aire commune d'origine n'est pas forcément le lieu où tous, ou chacun des groupes évoluèrent, mais l'aire géographique où l'ensemble des éléments autochtones aussi bien qu'immigrants se sont intégrés.

Une certaine différence peut néanmoins être établie entre l'horofaune et le cénoeron. Smith emploie le terme d'horofaune pour des ensembles plus grands, formés en aires de la dimension d'un

continent et qui ont développé leurs caractéristiques pendant des millions d'années d'évolution conjointe. Nous employons ce terme dans le même sens. Nous utilisons ce terme pour des ensembles plus sympatriques et synchroniques.

*Région et sous-région.* — Portions de la surface terrestre, géographiquement limitées, où habite une faune caractéristique, qui n'a pas forcément une origine, ni une histoire biogéographique communes, mais qui forment actuellement un conglomérat distinct d'autres conglomérats équivalents.

*Schéma de dispersion.* — Pour ce terme que nous avons déjà employé dans des travaux antérieurs (Halffter, 1962; 1964a: 59-60; 1964b: 45-60; 1965: 5-7) nous proposons la définition suivante: *distribution actuelle d'un cinocron.* Ce n'est donc pas une simple moyenne d'aires de dispersion, ni un terme à signification à base géographique comme celui de région; c'est la forme qu'adoptent les aires de dispersion d'un ensemble d'animaux originaires d'une partie déterminée de la terre, qui ont évolué ou immigré dans une même période géologique et qui, dans de larges limites, sont soumis aux mêmes pressions écologiques.

## II. — ORIGINE DES FAUNES AMÉRICAINES. ÉNONCÉ DU PROBLÈME.

Même si quelques aspects particuliers permettent plus d'une interprétation, l'origine et la formation de la faune de l'Amérique du Nord présentent une perspective assez claire dans leurs traits principaux. En ce qui concerne les Vertébrés, l'apport des immigrations successives venant de l'Ancien Continent, avec l'établissement d'un échange inégal entre l'Eurasie et l'Amérique du Nord est évident; l'importance des éléments d'origine sud-américains semble être moindre et limitée au sud des États-Unis dans son extension vers le nord. Pour les Insectes la situation présente des analogies, mais l'apport des éléments sud-américains semble avoir été beaucoup plus grand comme quantité et l'importance de la pénétration vers le nord supérieure. Il y a eu en effet deux grandes vagues de migrations: une première qui constitue l'élément ancien d'origine sud-américaine, pré-éocène, de la zone de transition mexicaine (ce que nous avons nommé schéma de dispersion dans le Haut Plateau) et une deuxième, récente, qui pénètre en Amérique du Nord depuis la fin du Pliocène. La pénétration de cet élément moderne est restreinte à la partie sud des États-Unis; il en est de même pour les Vertébrés qui commencent à se répandre vers le nord à la même époque.

Les diverses théories élaborées pour expliquer l'origine de la faune sud-américaine présentent des différences marquées. On a beaucoup discuté sur l'origine des éléments anciens qui forment une partie de cette faune; cette origine continue du reste à représenter un des problèmes zoogéographiques qui pose le plus de points d'interrogation. Les principaux points discutés sont:

- 1) Origine géographique des groupes d'immigrants. Quelles routes ont-ils suivies pour arriver en Amérique du Sud? Autrement dit: Quelles sont les origines des grands groupes d'animaux et comment sont-ils arrivés en Amérique du Sud? Et, très souvent aussi, à quelle époque?
- 2) Quelle est l'importance de l'élément évolué «in situ» en Amérique du Sud? Existe-t-il des grands troncs faunistiques ayant leur origine en Amérique du Sud et n'étant pas seulement de simples dérivés des groupes du Vieux Continent, originaires de celui-ci et développés dans des conditions d'isolement?
- 3) Est-ce que tous les Vertébrés présentent les mêmes schémas d'immigration et d'évolution postérieure dans des conditions d'isolement que ceux qui ont été établis pour les Mammifères?

Les diverses hypothèses formulées pour répondre à ces questions ainsi qu'à d'autres qui au début lent, peuvent être groupées en trois ensembles dont l'exposition synthétique est la suivante:

1) *Courant holarticiiste.* — La faune sud-américaine est formée à la base à partir d'immigrants du Vieux Monde, arrivés en Amérique du Sud en passant par l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale, qui ont évolué dans des conditions d'isolement pendant de longues périodes géologiques, ce qui a déterminé ses caractéristiques très particulières. L'École holarticiiste construit ainsi une théorie zoogéographique très convaincante car elle s'appuie sur les distributions des animaux actuels et fossiles, ainsi que sur des schémas évolutifs et géologiques bien définis, basés dans la plupart des cas sur des preuves abondantes. D'autre part elle montre quelques lacunes graves, parmi lesquelles celle de s'appuyer exclusivement sur la distribution des Vertébrés, Mammifères et Oiseaux surtout.

Les auteurs qui suivent ce courant, sauf l'exception remarquable de Darlington, (1965), n'analysent pratiquement pas les possibilités et les problèmes que pose la distribution de groupes plus anciens, comme celui des Insectes. Ils admettent d'autre part, comme un véritable « Acte de Foi », que la géographie de la Terre est restée la même depuis les temps mésozoïques, subissant uniquement les modifications dues à des régressions ou à des transgressions marines.

Selon le courant holartéiste la présence en Amérique du Sud de groupes qui se trouvent aussi en Afrique et en Australie et qui manquent dans l'hémisphère nord, s'explique comme une distribution relictive. Il s'agirait là de survivances de distributions plus étendues, provenant des centres holartétiques que Darlington (1957) place dans les régions tropicales du Vieux Monde. Les auteurs qui partagent cette conception excluent l'existence possible des anciennes routes d'émigration directe entre les terres de l'hémisphère sud, avec répercussion sur la distribution des animaux actuels. Ils rejettent les terres australes, Australie, Nouvelle-Zélande, Afrique du Sud et Amérique du Sud, comme centres primaires d'évolution des groupes zoologiques, ou ne leur accordent qu'une importance secondaire. Ces idées furent exprimées comme une théorie dans l'œuvre de Matthew : « Climate and Evolution » (1915) et développées ensuite par une série de brillants biologistes : Dunn, Simpson, Noble, Schmidt, Darlington, etc.

2) Une autre interprétation, opposée au courant holartéiste, suppose, pour la faune sud-américaine, une origine et des affinités hétérogènes à prépondérance australe. Sans exclure les immigrations d'origine holartétique, elle accorde une importance prépondérante à l'évolution « in situ » des groupes autochtones ainsi qu'à la migration par les routes australes directes. Celles-ci représentent, pour quelques auteurs, des ponts inter-continentaux (proposés sans bases ni arguments géologiques et géophysiques). Pour d'autres auteurs ces migrations auraient été possibles, soit grâce aux anciens contacts entre les continents du sud en supposant l'existence d'un conglomérat continental austral primitif ou Gondwana, soit par des routes antarctiques, avec une disposition géographique peu différente de l'actuelle, mais dans des conditions climatiques beaucoup plus bénignes durant le Mésozoïque et le Cénozoïque inférieur et Moyen.

La plupart des auteurs qui ont soutenu la possibilité des migrations australes directes ont travaillé sur des Arthropodes, surtout des Insectes, d'autres Invertébrés, ou bien des Vertébrés fossiles du Permien et du Mésozoïque, c'est à dire sur des groupes zoologiques anciens. Selon eux, l'existence d'un grand ensemble de groupes d'animaux partagés entre l'Amérique du Sud et d'autres terres australes, à l'exclusion de l'hémisphère nord, serait la conséquence d'une origine et d'une distribution australes et non d'un reste périphérique d'une grande distribution holartétique.

Il ne convient pas de réunir dans un seul ensemble théorique tous les auteurs qui ont envisagé l'existence de migrations directes entre les terres du Sud. Il n'y a rien de commun en effet entre ceux qui tracent joyeusement de très longs ponts inter-océaniques pour expliquer le partage d'un taxon entre deux continents et ceux qui, se basant sur des données géologiques, paléontologiques et biogéographiques, ont proposé la distribution gondwanienne des groupes austraux, ou bien ont soutenu l'idée de la migration à travers les terres antarctiques dans des conditions climatiques différentes des actuelles.

3) Un troisième type de théorie permettant d'expliquer l'origine des faunes sud-américaines résulte de la confrontation et de la synthèse dialectique des deux théories précédentes. Dans une certaine mesure, quelques auteurs des groupes précédemment mentionnés ont été moins catégoriques et ont admis la possibilité de concepts d'un autre genre ; cependant aucun de ces auteurs de jugement plus large, et Darlington (1965) en particulier en est le meilleur exemple pour le courant holartéiste, n'a essayé de faire la synthèse de ces deux positions. Cette synthèse est pourtant indispensable, étant donné que les théories de chacun des deux groupes expliquent des faits différents ne s'excluant pas réciproquement, surtout si l'on fixe avec précision les limites dans lesquelles ils sont valables, en particulier les périodes de temps géologiques. Cette synthèse est également devenue indispensable par suite des progrès des connaissances géophysiques et géologiques sur le continent de Gondwana et la dérive continentale.

Dans des travaux antérieurs (1964a, 1964b, 1965) nous avons établi la possibilité de cette synthèse. Les raisonnements originaux sont basés sur les contrastes que montre la zone de transition mexicaine dans la distribution des Vertébrés, principalement des Mammifères et celle des Insectes, ainsi

que sur les évidences indiquant la présence de cœnoérons différents<sup>1</sup> et sur les affinités gondwaniennes d'une partie considérable des Insectes sud-américains; ils sont maintenant élargis dans la théorie que nous proposons dans ce travail, qui représente en effet la continuation, avec plus d'éléments, de la position maintenue depuis 1964.

Dans les travaux mentionnés, nous avons déjà soutenu qu'on ne doit pas établir une opposition entre la distribution gondwanienne de groupes anciens et l'origine d'une bonne partie des Vertébrés sud-américains à partir d'émigrants holarctiques, mais qu'au contraire ces notions doivent se compléter. Ces deux phénomènes biogéographiques correspondent à des périodes géologiques et à des conditions paléogéographiques différentes et affectent des ensembles faunistiques, ou biocènes, différents également. Les possibilités d'émigration par des routes gondwaniennes sont limitées à des groupes d'animaux dispersés au plus tard au Crétacé ou Cénozoïque Inférieur; les possibilités de dispersion par les routes de l'extrême sud sont restées ouvertes jusqu'à l'Éocène, mais devaient présenter de grandes difficultés par suite des conditions paléoclimatiques qui ne permettaient uniquement, à cette époque, que les migrations des animaux de climat tempéré-froid. Les explications de la théorie gondwanienne deviennent absurdes pour des animaux plus récents, post-éocéniques, pour lesquels la distribution des restes fossiles et l'histoire évolutive laissent supposer une origine située dans la masse continentale du Vieux Monde et une émigration postérieure vers les continents du sud, à travers l'Amérique du Nord et l'Amérique Centrale dans le cas de l'Amérique du Sud.

Un autre essai de synthèse est celui d'Oswaldo Reig, dans un excellent travail publié en 1968, qui analyse le peuplement en Vertébrés Tétrapodes de l'Amérique du Sud. Nous utilisons beaucoup les dates de Reig dans la présentation qui va suivre de notre propre théorie. D'autres auteurs qui tendent également vers une position de synthèse sont Udvardy dans les aspects historiques de son livre « *Dynamie Zoogeography* » (1969) et Rapoport (1968).

### III. — EXPOSITION DE LA THÉORIE DE SYNTHÈSE.

§ 1) Jusqu'au Jurassique Moyen une faune essentiellement gondwanienne évolue en Amérique du Sud.

Il existe de nombreux groupes d'Insectes dont les aires de dispersion actuelles pourraient s'expliquer d'une meilleure manière en supposant une distribution gondwanienne ancienne (voir les références des différents travaux dans Rapoport, 1968). Ces Insectes montrent des affinités gondwaniennes au niveau de la tribu ou de la sous-tribu et présentent des genres différents dans les continents du Sud ou dans une partie de ceux-ci.

En Amérique les groupes que nous considérons comme ayant une distribution gondwanienne manquent généralement dans le continent du Nord. Quand ils existent (ce phénomène sera discuté en détail plus loin) leur présence peut s'expliquer facilement comme conséquence de l'une, ou des deux grandes expansions de l'entomofaune sud-américaine vers le nord: l'expansion ancienne, pré-éocénique, ou l'actuelle, de la fin du Pliocène — commencement du Pléistocène jusqu'à nos jours.

En général, à l'exception d'expansions secondaires qui ont laissé quelques restes fossiles ou ont influencé en une petite mesure la composition de la faune actuelle, l'absence des groupes gondwaniens dans les grandes masses continentales du Nord est accompagnée d'un développement parallèle des groupes holarctiques, écologiquement similaires qui se sont étendus à l'occasion vers les continents du Sud. Ainsi, en Afrique, et dans une moindre mesure, en Inde, ces groupes holarctiques ont eu un large développement et ont déimé les groupes gondwaniens qui ne possèdent plus actuellement que des représentants rares et dispersés. La pénétration beaucoup plus restreinte, ou nulle, des groupes

1. Sur le Haut plateau mexicain, par exemple, on trouve des groupes d'insectes d'origine sud-américaine auxquels ayant subi une évolution secondaire « in situ », joints à une faune de vertébrés formée par des éléments des biocènes anciennes du nord et spécialement holarctiques (dans le sens de DUNN (1931) et SMITH (1949)), c'est-à-dire des vertébrés dont l'origine évolutive se situe dans le Vieux Monde et qui ont émigré vers l'Amérique du Nord, les uns vers la moitié, les autres vers le fin du Cénozoïque.

d'origine holartétique en Amérique du Sud et en Australie est une des raisons qui expliquent la plus grande richesse actuelle de ces régions en éléments gondwaniens ; l'Amérique du Sud a même été le lieu d'évolution d'éléments qui ont envahi le Nord par la suite.

Dans notre groupe-exemple, la sous-famille des Scarabaeinae, les tribus les plus importantes, Coprini et Scarabaeini, comprennent des sous-tribus clairement gondwaniennes (*Dichotomina* et *Canthonina*) et des sous-tribus écologiquement équivalentes, développées dans le nord, et à présent dominantes dans les régions tropicales du Vieux Monde : l'Afrique et l'Inde, comme *Coprina* et *Scarabaeina*. (voir une analyse dans l'Appendice 1). Le remplacement est net : les *Coprina* jouent sous les tropiques de l'Ancien Continent le rôle des *Dichotomina* et les *Scarabaeina* celui des *Canthonina*. Il y a quelques *Dichotomina* et *Canthonina* en Afrique, mais qui sont surelassés par la faune dominante des sous-tribus propres aux régions tropicales du Vieux Monde. De façon un peu moins marquée, le même phénomène se répète dans l'Inde.

Il est important de signaler deux points en relation avec les Scarabaeinae gondwaniens de l'Amérique du Sud :

1) Il existe plusieurs sous-tribus exclusivement américaines (*Eucraniina*, *Phanaeina*, etc. et la tribu *Eurysternini*) dont l'origine et les affinités semblent être clairement gondwaniennes ; un phénomène d'une importance égale ne peut se signaler dans aucun des autres continents du Sud pour cette sous-famille. Toutefois il est très possible que nous ayons de sérieuses lacunes dans la connaissance de la faune de l'Australie et des îles du Pacifique et qu'une étude plus poussée montrera peut-être l'existence de groupes gondwaniens restreints ; nous parlons, bien entendu, aux niveaux supra-génériques, car au niveau générique l'immense majorité des cas sont exclusivement cantonnés dans chacun des continents du sud.

2) Le deuxième phénomène intéressant, en relation avec la faune sud-américaine gondwaniennne de Scarabaeinae, réside en ce fait que tous les groupes importants ont pris part, soit aux deux expansions vers le nord (*Canthonina*, *Phanaeina*, etc.), soit seulement à la plus récente (*Dichotomina*) ; au niveau des groupes d'espèces et même des espèces vicariantes ou partagées, ces groupes possèdent donc des représentations dans la zone de transition mexicaine, et dans certains cas, aux États-Unis. Il faut néanmoins préciser que les genres qui parviennent à avoir une véritable implantation au delà du sud-est de ce pays sont limités et que l'origine de la lignée de l'espèce ou des espèces peut être toujours clairement établie.

Un point essentiel pour admettre l'origine gondwaniennne des aires de dispersion discontinues, que nous avons signalé pour les sous-tribus de Scarabaeinae, se répète pour beaucoup d'autres groupes d'Insectes : les caractéristiques de ces sous-tribus ont déjà existé chez leurs prédécesseurs qui vécurent pendant le Jurassique Moyen. Ceci représente un point critique : pour que la distribution gondwaniennne, dans le sens où nous l'entendons, puisse être certaine, il est nécessaire que les ancêtres jurassiques des sous-tribus ou autres groupes taxonomiques qui relèvent actuellement de cette distribution, aient été déjà suffisamment différenciés au Jurassique Moyen et que leurs caractéristiques essentielles se soient déjà manifestées pour pouvoir expliquer leur présence chez les individus actuels.

Chez les Scarabaeinae, à notre connaissance, rien ne vient infirmer cette possibilité. Plusieurs indications, particulièrement celles découlant de l'étude des nids fossiles trouvés en Amérique du Sud, permettent de supposer l'existence au Jurassique Moyen d'un ensemble de formes ancestrales présentant des caractères de sous-tribus déjà nettement établis, si bien qu'après la fragmentation du groupe, ces caractères se sont maintenus dans les différents genres se développant dans chacun des fragments de la Gondwanie. Dans l'Appendice 2, nous présentons une brève discussion sur l'ancienneté des Coléoptères, et particulièrement des Scarabaeinae, qui aide à la compréhension de notre position.

§ 2) Bien qu'il existe des groupes ayant une distribution gondwaniennne générale, on peut considérer qu'il y a de plus nombreuses affinités entre les faunes guyano-brésiliennne et africainne d'une part et celles de l'extrême sud de l'Amérique du sud et de l'Australie d'autre part.

Ces affinités sont évidentes mais doivent être formulées sous toutes réserves, car on trouve en Amérique du Sud des cycles très complexes d'expansion qui ont amené les éléments guyano-brésiliens à émigrer vers le nord du continent aussi bien que vers le sud, en Patagonie ; de même les éléments de l'extrême sud et d'Australie, que nous appellerons Paléantaretiques en adoptant le terme proposé

par Jeannel, mais non pas forcément toutes ses explications, se sont étendus vers le nord à travers la chaîne des Andes. Le schéma est compliqué, car ces lignées d'origine guyano-brésilienne, avec une radiation secondaire en Patagonie, englobent aussi des espèces qui remontent vers le nord suivant les montagnes andines. Nous pouvons donc en déduire que cette expansion des éléments austraux vers le nord, par les Andes, est un phénomène relativement récent et n'est pas exclusif aux lignées paléantarctiques (voir paragraphe 3).

La contiguïté géologique entre l'Afrique et les massifs de la Guyane et du Brésil est bien prouvée pour la période s'étendant entre le Dévonien et le Triasique et elle a permis un large échange de groupes anciens<sup>1</sup>. La fissure qui amorce la séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud apparaît vraisemblablement au nord de l'Afrique Occidentale vers la moitié du Triasique; elle se prolonge lentement vers le sud pour achever la séparation au Crétacé. Jusqu'à cette période, on peut supposer qu'un large échange faunistique pouvait avoir lieu entre l'Afrique et les massifs américains de la Guyane et du Brésil, avec des difficultés croissantes. Les contacts paléantarctiques se sont peut être prolongés plus longtemps.

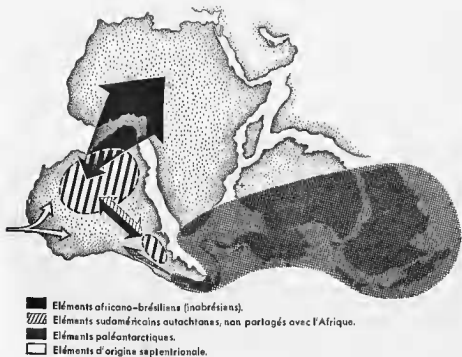


FIG. 1. — Relations faunistiques de l'Amérique du Sud à la fin du Mésozoïque — Paléocène.

1. Jeannel [1961] donne une série d'exemples de lignées africano-brésiliennes chez les Caraboides (pp. 66-74) et les Pselaphidae (pp. 75-88). De même que pour d'autres études du grand entomologiste français, nous ne pouvons pas partager son ton catégorique ni la certitude avec laquelle il a vu l'émigration et l'évolution de chaque groupe. Cependant le lista des exemples qu'il donne peut fournir une bonne base pour une analyse détaillée, avec un grand développement des affinités taxonomiques, ce qui permettra de préciser si tous les exemples correspondent réellement à d'anciens groupes africano-brésiliens.

§ 3) Depuis le Jurassique Moyen jusqu'à la fin du Crétacé et très probablement au delà de cette limite, il existait une certaine connexion qui a permis les échanges faunistiques entre le sud de l'Amérique du Sud, l'Antarctide, la Nouvelle-Zélande et l'Australie, à l'exclusion de l'Afrique et de l'Inde.

Les Vertébrés Tétrapodes dont la distribution peut ainsi avoir été établie ont été très bien étudiés par Reig. Les Insectes qui correspondent au schéma paléogéographique ébauché représentent les lignées paléantarctiques (voir une série d'exemples dans Halflter, 1964 : 61-62). Ces lignées montrent des affinités biogéographiques entre la Terre de Feu, les forêts du sud des Andes et du sud du Chili, la Nouvelle-Zélande, la Tasmanie et le sud de l'Australie, de telle façon qu'elles fournissent une explication plus complète que celle proposée par Darlington (1965), si l'on tient compte de l'ensemble de la flore et de la faune anciennes. L'hypothèse de Darlington implique une origine septentrionale avec émigration vers les continents du sud et une survivance relictue aux extrêmes sud de ces continents. Comme dans beaucoup d'autres cas la non-acceptation des dispersions gondwaniennes amène ici les auteurs du courant holarctiste à énoncer des hypothèses sans preuves à l'appui, et à prendre ainsi justement la position qu'ils reprochent aux auteurs pro-gondwaniens des années quarante et cinquante, et en particulier à Jenneil.

L'existence de lignées paléantarctiques et l'isolement relatif de la partie sud du continent américain constituent des faits s'ajoutant à l'absence presque totale de la plupart des groupes néotropicaux originaires des massifs de la Guyanne et du Brésil, dans le sud de la Patagonie et du Chili. Les lignées paléantarctiques correspondent à des formes adaptées aux conditions de climat froid. Selon Köppen et Wegener la position occupée par le pôle vers la fin du Mésozoïque plaçait le sud de l'Amérique, l'Antarctide occidentale et l'Australie, entre 60° et 70° de latitude, ce qui rendait difficiles mais non impossibles les migrations des lignées adaptées à un climat subpolaire ou très froid. Mais comme le groupe choisi comme exemple, les Scarabaeninae, est composé d'insectes essentiellement tropicaux ou de climats tempéré-chauds, il n'offre pas de véritables exemples de dispersion paléantarctique. Au contraire les lignées guyano-brésiliennes s'étendent vers le sud : ainsi, *Scybalophagus* est un *Canthonia* clairement dérivé de *Canthon*, genre dominant en Amérique du Sud tropicale, Amérique Centrale et Mexique, avec des espèces et des genres présentant de grandes ressemblances aux États-Unis. *Scybalophagus* comprend 4 espèces, répandues du centre-nord de l'Argentine jusqu'en Patagonie, où il arrive jusqu'à 50° de latitude Sud, la limite australe la plus extrême atteinte par un Scarabaeninae. Une cinquième espèce s'étend du nord-est de l'Argentine jusqu'au haut plateau péruvien en suivant les prairies des landes andines (« paramo andino ») toujours au dessus de 3 000 m, jusqu'à des altitudes extrêmes de 4 400 et 4 900 m. (Halflter et Martinez, 1968 : 257-258). Il s'agit donc dans cet exemple d'un genre dérivé d'un ensemble néotropical de type guyano-brésilien (*Canthon* et genres voisins) appartenant à une sous-tribu gondwanienne (*Canthonina*). Ce genre a comme centre de diversification l'Argentine, d'où il s'est répandu très au sud en Patagonie d'un côté, et de l'autre côté est remonté vers le nord à travers les landes d'altitude (paramos) des Andes.

Ringuet et a déjà noté, dans son étude de l'ichthyofaune, cette division de la faune néotropicale en patagonienne et en brésilienne. Il considère la troisième faune, ou andine, comme dérivée de la brésilienne et insiste sur sa pauvreté. La répartition des Insectes montre une grande similitude avec celle des Poissons, ainsi que le prouve l'exemple précédent.

Les différences que l'on trouve depuis le Mésozoïque entre les faunes patagonienne et guyano-brésilienne, impliquent non seulement leurs différentes affinités (paléantarctique pour la patagonienne et africaine pour la guyano-brésilienne) mais démontrent aussi l'existence d'une barrière empêchant les échanges faunistiques. Cette barrière était peut-être plutôt écologique que géographique, mais beaucoup de faits semblent apporter la preuve d'un certain isolement de l'extrême sud du continent. Les Andes méridionales et l'extrême sud des steppes de l'Argentine représentent des zones de soustraction faunistique, en employant ce terme dans le sens que lui donne Darlington, plutôt que des zones de transition entre les Insectes guyano-brésiliens et les paléantarctiques de l'extrême sud du continent. Actuellement le principal facteur de soustraction est climatique : le froid pour les formes tropicales guyano-brésiliennes, l'absence d'humidité pour les formes de climat froid-humide de l'extrême-sud. Ces barrières expliquent le manque d'éléments néotropicaux dans l'extrême sud du Chili et de l'Argentine et les affinités très marquées que conservent beaucoup de groupes primitifs de ces terres australes



avec l'Australie et la Nouvelle-Zélande. Sans cette barrière, actuellement climatique et peut-être à la fois climatique et géographique dans le passé, la fusion des deux grands groupes anciens de la faune néo-tropicale aurait certainement été plus complète.

§ 4) Depuis le Jurassique Moyen où nous commençons notre étude jusqu'à la fin du Crétacé, l'Amérique du Sud recevait des apports très anciens de l'Amérique du Nord, par la route de l'Amérique Centrale.

En se référant aux Vertébrés, Reig (1968) considère qu'entre le Crétacé Moyen Supérieur et le Paléocène un groupe de Vertébrés d'origine holarctique ont émigré de l'Amérique du Nord vers l'Amérique du Sud : Condylarthres, Crocodiles Mésosuchiens, Sebecosuchiens et Eusuchiens, peut être Iguanidés et Gekkonidés, Pélomédusidés. Ces éléments s'intégrèrent à ceux qui avaient évolué *in situ* ou à ceux d'origine gondwénienne (Marsupiaux, Xénarthres, Chétylidés, Pipidés, Leptodactylidés). Les cynocrons les plus modernes de ces émigrants septentrionaux anciens constituent l'horofaune sud-américaine de Dunn et Smith.

En ce qui concerne les Insectes, ces immigrants anciens (Triasique — Paléocène) provenant du nord constituent un pourcentage pas moins significatif de l'entomofaune néotropicale. Ils forment ce que nous avons appelé (Halffter, 1964 : 58-59, 79-82) le schéma de dispersion paléo-américain, constitué par des éléments d'origine septentrionale largement distribués en Amérique du Nord, dans la zone de transition mexicaine, le sud de l'Amérique Centrale et, en moindre quantité, en Amérique du Sud. Dans la zone de transition mexicaine, ces éléments ne sont pas cantonnés uniquement dans les montagnes comme il arrive pour la plupart des Insectes de pénétration post-pliocène ; dans la zone de transition et le sud de l'Amérique Centrale ils montrent une grande diversification, aussi bien écologique que géographique, qui se manifeste par l'existence d'un nombre assez élevé d'espèces.

Dans notre groupe-exemple, le schéma paléo-américain est constitué par des genres appartenant à des sous-tribus de l'Ancien Continent, qui tendent à être cosmopolites, quoiqu'ils présentent une plus grande richesse dans les régions tropicales du Vieux Monde. *Copris* et *Onthophagus* en sont des exemples. Nous groupons dans ce même schéma des genres à distribution beaucoup plus restreinte, aussi bien en Amérique qu'au niveau mondial, mais qui suivent les mêmes modèles pour leur origine et leur formation (voir les exemples dans l'Appendice 1).

En ce qui concerne leurs aires de dispersion dans la zone de transition mexicaine, il existe une grande différence entre les émigrants récents d'origine holarctique et les genres qui constituent le fond paléo-américain ; ces derniers, de pénétration très ancienne, sont distribués dans la zone de transition sans restrictions écologiques, c'est à dire qu'ils ne sont pas limités à la partie haute des systèmes orographiques du Mexique et du nord de l'Amérique Centrale. Par ailleurs ils peuvent présenter des endémismes et des aires reliées aux Antilles, dans la zone de transition mexicaine et parfois même en Amérique du Sud, ce qui s'explique uniquement par leur ancienneté.

§ 5) Reig (1968) suppose que les échanges entre l'Amérique du Nord et celle du Sud furent plus faciles et plus intenses entre le Jurassique Moyen et le Crétacé Supérieur, quoique certains passages aient pu continuer néanmoins pendant le Crétacé Supérieur et le Paléocène.

§ 6) On a supposé que l'Amérique du Sud s'est consolidée comme continent durant l'Oligocène. H. von Ihering proposa les noms d'Archiguyane, d'Archibrésil et d'Archiplata pour les noyaux géologiques les plus anciens. A l'Archiplata correspondraient les contacts paléantarctiques, aux deux autres massifs, primitivement réunis en un seul, les contacts avec l'Afrique. On a supposé également qu'au Crétacé l'actuel bassin de l'Amazonie était occupé par une mer épicocontinentale qui divisait l'ancien massif brésilien en deux parties, Archiguyane et Archibrésil, qui ont continué à être partiellement isolées jusqu'à l'Eocène. Plus tard la consolidation définitive du continent sud-américain a uni les trois massifs.

Il est très important de signaler que l'Archibrésil et plus spécialement l'Archiguyane ont eu depuis le Mésozoïque un climat tropical sans fortes oscillations. Cette constance climatique a permis la persistance et l'évolution d'une faune tropicale qui s'est étendue à partir de ces massifs au reste de la région néotropicale et a envahi deux fois une partie de l'actuelle région néarctique.

§ 7) *Résumé des paragraphes antérieurs.* — Les paragraphes 1 et 2 supposent l'existence de contacts entre les continents du sud, contacts qui ne peuvent avoir eu lieu que si le continent primitif

de Gondwana a existé pour servir de voie de dispersion et d'échange aux faunes australes terrestres depuis le Paléozoïque jusqu'au Crétacé ; selon Hurley (1968) les sédiments les plus récents communs à la fois à l'Amérique du Sud et à l'Afrique remontent au Crétacé ; beaucoup d'autres constatations, comme le fait que les plus anciens fonds atlantiques trouvés appartiennent au Crétacé, permettent de supposer qu'à cette période il y avait encore des possibilités d'échanges faunistiques.

Les distributions de type strictement paléantarctique tendent aussi à renforcer l'hypothèse de l'existence de Gondwana, quoique dans ce cas on puisse envisager également la possibilité de routes d'émigration transantarctiques dans des conditions géographiques peu différentes des actuelles, mais avec un climat plus doux, quoique froid. Il n'y a pas réellement de différence profonde entre ces deux hypothèses et quand nous parlons de contacts continentaux gondwaniens, nous ne pensons pas forcément à une contiguïté absolue des blocs continentaux.

Pour la composition faunistique, nous considérons qu'il existait en Amérique du Sud, entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène, une faune qui comprenait :

- 1) des éléments gondwaniens très anciens, avec une large distribution extra-américaine dans les diverses portions du conglomérat continental primitif ;
- 2) des éléments gondwaniens partagés principalement entre l'Afrique et les massifs de la Guyane et du Brésil<sup>1</sup>, constituant les lignées gondwaniennes occidentales ou inabréssiennes, selon la terminologie de Jeancol.
- 3) des éléments d'origine gondwanienne possible, mais avec des caractéristiques autochtones, ayant évolué principalement dans les massifs de la Guyane et du Brésil.
- 4) des éléments gondwaniens paléantarctiques dominants dans les terres froides du sud.
- 5) des éléments d'origine nord-américaine, ayant des affinités (non gondwaniennes) avec la faune du Vieux Monde : Insectes correspondant au schéma de dispersion paléo-américain, Vertébrés de l'horofaune sud-américaine.

Dans l'ensemble des Insectes, d'après ce que l'entomofaune ayant survécu jusqu'à notre époque nous permet de supposer, les éléments gondwaniens dominaient de façon très marquée. Parmi les Vertébrés, il y aurait un mélange d'éléments gondwaniens et septentrionaux, avec prédominance de ces derniers.

En ce qui concerne les Insectes, l'ancienne faune sud-américaine, avec certainement un fort pourcentage autochtone, est composée d'apports de plusieurs origines qui ont évolué conjointement pour constituer une horofaune, selon notre définition ; elle ne reçut durant le Cénozoïque et même pendant le Pléistocène Récent que relativement peu d'apports externes ; c'est elle qui allait influencer profondément au contraire sur l'entomofaune de la zone de transition mexicaine et même sur celle du sud de la région néarctique.

Rapport (1968 : 61-62) nous donne une idée numérique de l'importance de l'entomofaune néotropicale. Selon cet auteur, la région néotropicale occupe plus ou moins les 14,4 % du total des terres émergées ; en tenant compte des genres d'Insectes répertoriés par Handlirsch, elle est d'une richesse supérieure à celle de n'importe quelle autre région : à peu près 22 % du total des genres. Nous supposons que ce pourcentage est inférieur au chiffre réel, étant donné que la connaissance de l'entomofaune néotropicale, encore incomplète à l'heure actuelle, présentait de grandes lacunes à l'époque de la publication de l'œuvre de Handlirsch.

§ 8) — Entre la fin du Mésozoïque et le Paléocène deux grands mouvements s'effectuèrent :

- 1) L'émigration nord-sud de l'horofaune sud-américaine (Vertébrés), accompagnée par un nombre d'Insectes relativement réduit (schéma de dispersion paléo-américain). Ces émigrants pénétrèrent en Amérique du Nord par la région de Behring et se répandirent vers l'Amérique du Sud à travers l'Amérique Centrale.
- 2) L'émigration en sens inverse d'un grand nombre d'Insectes et probablement de quelques Vertébrés. Les Insectes correspondent à l'entomofaune dont nous avons résumé la formation au para-

1. L'existence de ces massifs précambriens, confirmée par la distribution des cratons (Hurley, 1968) est un fait géologique, que l'on accepte ou non les hypothèses proposées par von Ihering pour expliquer l'isolement entre ces deux massifs et la consolidation postérieure du continent.

graphe 7; elle comprend spécialement des éléments existant dans le massif brésilien, ainsi que des éléments paléantarctiques qui ont dû traverser avec difficulté la barrière du climat tropical.

Si Reig a raison, en opposition avec les idées du courant holarctiste et plus spécialement avec celles de Simpson, les Vertébrés d'origine septentrionale arrivés en Amérique du Sud vers la fin du Mésozoïque et le commencement du Cénozoïque furent relativement rares, ce qui accentuerait les ressemblances entre l'évolution de la faune des Vertébrés et celle de l'entomofaune pendant cette période. Par contre l'invasion des Insectes sud-américains vers le nord a affecté beaucoup de groupes, suivant les raisons signalées au paragraphe 9.

§ 9) On suppose que la raison principale du succès de l'horolaine holarctique, qui forme la grande émigration en Amérique du Sud des Vertébrés d'origine septentrionale, vers la fin du Cénozoïque Récent, tient au fait que les groupes qui la composaient avaient évolué surtout dans des centres constituant au Cénozoïque les principales aires d'évolution des Vertébrés; les régions tropicales du Vieux Monde. Dans cette aire, immense et variée, les groupes dominants se sont développés (voir l'explication du processus dans Darlington, 1957). Les mêmes raisons qui peuvent être invoquées pour expliquer le développement des Vertébrés dominants sous les tropiques de l'Ancien Continent et leur succès dans la compétition avec les groupes originaires d'autres aires, peuvent s'appliquer à l'entomofaune sud-américaine de la fin du Mésozoïque jusqu'au Paléocène: les Insectes qui la composaient étaient nombreux et dominants et avaient évolué dans une grande aire, le continent de Gondwana.

§ 10) Pour connaître l'époque de cette émigration des éléments sud-américains vers le nord, les schémas de dispersion qui suivent ces éléments dans la zone de transition mexicaine et en Amérique du Nord sont très utiles.

Pendant le Triasique et le Jurassique inférieur des contacts, quoiqu'intermittents, existaient entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord. Il est possible que quelques éléments très primitifs aient émigré pendant cette période. Mais les groupes qui nous intéressent, c'est à dire ceux qui, au niveau générique, caractérisent actuellement la région néotropicale et se trouvent également dans le haut plateau mexicain et parfois aux États-Unis, ne doivent pas avoir émigré avant le Jurassique Moyen et le Crétacé.

Nous comprenons qu'il ne s'agit là que d'une hypothèse, mais c'est entre le Jurassique moyen et le Crétacé que s'est intégrée l'entomofaune néotropicale avec les différents éléments que nous avons signalés dans des paragraphes antérieurs. Or l'horolaine des Insectes qui s'est déplacée vers le nord comprend une large représentation de l'entomofaune néotropicale actuelle, ce qui constitue un argument important pour supposer que le déplacement a eu lieu quand cette entomofaune était déjà formée, dans ses éléments anciens bien entendu, ou dans les dernières étapes du processus d'intégration.

D'autre part, ce sont des genres et non des groupes au niveau de la tribu ou de la sous-tribu comme il arrive pour les affinités gondwaniennes, dont la présence signalée à la fois en Amérique du Sud et dans le haut plateau mexicain nous apporte la preuve du mouvement migratoire que nous étudions. Ces genres ou ces ensembles à un niveau générique ou immédiatement supérieur, étaient déjà différenciés au moment de la migration; cette hypothèse indique également le Crétacé comme l'époque la plus ancienne. Un argument complémentaire nous est offert par le degré de différenciation que ces éléments atteignent au Mexique et aux États-Unis, et par la comparaison avec les éléments demeurés en Amérique du Sud et y ayant évolué. Les différences que nous constatons sont généralement au niveau du groupe d'espèces, quelquefois au niveau générique, ce qui représente le degré de différenciation auquel on pouvait s'attendre pendant le Cénozoïque chez une bonne partie des groupes d'Insectes.

Il résulte des arguments précédents que l'époque probable la plus ancienne de l'émigration des Insectes sud-américains vers le nord se situe du Crétacé au Paléocène.

Il nous reste à déterminer la limite supérieure de la période pendant laquelle cette expansion a pu avoir lieu. Qu'est-ce qui détermine cette limite supérieure? Le principal point de repère est fourni par l'interruption du pont Centre-américain, phénomène qui commença pendant l'Eocène et dura jusqu'au Pliocène.

L'émigration du sud au nord que nous étudions et d'où proviennent les éléments sud-américains anciens du Haut Plateau et des États-Unis ne peut avoir eu lieu après la fin du Pliocène quand le pont Centre-américain se trouva de nouveau ouvert, pour deux raisons:

1) En accord avec les arguments exposés plus haut, si l'émigration des Insectes sud-américains s'était effectuée à n'importe quelle époque postérieure au Miocène, le haut plateau mexicain n'aurait pas été colonisé de façon massive comme il l'a été.

2) Il ne reste donc que l'Éocène comme limite supérieure de temps la plus probable pour la grande émigration de l'entomofaune sud-américaine. Nous pouvons considérer comme une hypothèse solidement étayée que le mouvement migratoire sud-nord eut lieu entre le Jurassique Moyen, et beaucoup plus probablement entre le Crétacé et la fin du Paléocène.

Il ne reste donc que l'Éocène comme limite supérieure de temps la plus probable pour la grande émigration de l'entomofaune sud-américaine. Nous pouvons considérer comme une hypothèse solidement étayée que le mouvement migratoire sud-nord eut lieu entre le Jurassique Moyen, et beaucoup plus probablement entre le Crétacé et la fin du Paléocène.

Pour quelles raisons la composition de l'entomofaune du Haut plateau mexicain aide-t-elle à fixer la limite supérieure de la période pendant laquelle l'émigration a pu avoir lieu ?

La preuve principale de cette émigration consiste en l'existence dans le Haut plateau mexicain, avec prolongation aux États-Unis, d'espèces particulières mais cognétiques, ou de genres similaires, avec les éléments sud-américains. Pour que cette grande aire du sud de l'Amérique du Nord puisse avoir été colonisée de façon massive comme elle le fut, l'existence de conditions physiographiques, mais surtout écologiques, différentes des actuelles était nécessaire. Cette colonisation n'aurait pu avoir lieu dans les conditions actuelles. Il ne faut pas oublier que les caractéristiques écologiques et physiographiques que nous trouvons à présent sont celles qui déterminent la barrière entre les régions néarctique et néotropicale de la Zoogéographie classique. Que cette barrière soit franchie dans les deux sens par un certain nombre d'espèces n'invalide pas le fait beaucoup plus important qu'elle constitue actuellement une véritable limite faunistique, marquée par de profondes différences écologiques.

De l'invasif massive dont nous avons parlé précédemment et de l'importance de la barrière actuelle, nous pouvons déduire que le Haut plateau n'existait pas comme tel quand l'émigration des Insectes sud-américains eut lieu et que les barrières montagneuses comme le système volcanique transversal, qui limite au sud le Haut Plateau et traverse le Mexique vers 19° de latitude, ne s'y trouvaient pas encore.

La géologie appuie fortement nos suppositions. Pendant le Miocène commence une activité volcanique et tectonique très intense, qui change complètement le paysage physiographique, écologique et biotique du Mexique et du nord de l'Amérique Centrale. L'élévation de l'actuel Haut plateau commence alors et la Sierra Madre orientale apparaît accompagnée d'énormes éruptions de rhyolites ; ces deux phénomènes affectent profondément les conditions écologiques. A mesure que le Cénozoïque avance, le Haut plateau s'élève de plus en plus et le climat tempéré devient de plus en plus sec.

Ce profond changement, qui a formé le relief actuel du nord de l'Amérique Centrale, du Mexique et du nord-est des États-Unis, nous fait supposer que l'expansion de l'entomofaune sud-américaine doit avoir été antérieure au Miocène, car dans les conditions qui commencent à s'établir pendant cette période elle n'aurait pas pu s'étendre de façon massive. Les éléments qui avaient occupé le Haut plateau avant le Miocène restent isolés ; certainement décimés par les changements écologiques, ils évoluent « in situ » en donnant lieu à l'actuel schéma de dispersion dans le Haut Plateau (Halffter, 1962, 1964a, 1964b, 1965) caractérisé par des Insectes d'origine sud-américaine ancienne, qui ont trouvé dans le Haut Plateau, comprenant les terres hautes de Chiapas et du Guatemala, un centre secondaire de diversification. Une certaine partie des Insectes de la sous-région sonoriennne représentent une déviation de cette entomofaune adaptée à des conditions de désert ou d'extrême aridité.

Nos idées sur l'expansion ancienne de l'entomofaune sud-américaine coïncident avec celles soutenues dans de nombreuses études sur les flores existant au Mexique et en Amérique du Nord pendant le Cénozoïque. C'est ainsi que la flore néotropicale tertiaire présente une grande expansion vers le nord au cours du Cénozoïque Inférieur et une rétraction progressive, suivant un schéma biogéographique qui coïncide avec celui que nous avons signalé pour les Insectes.

§ 11) Notre théorie n'est pas la seule à envisager une expansion d'une horofaune d'origine gondwanienne prépondérante vers l'hémisphère nord. En plus des auteurs qui défendent des positions de synthèse, comme Reig, et partagent les concepts énoncés dans les paragraphes précédents, Jeannel

(1961) consacre un chapitre et de nombreux commentaires à ce qu'il appelle « pulsation gondwanienne » ; il y parle de l'expansion vers le nord de différentes lignées gondwaniennes, aussi bien paléantarctiques qu'inbrésiennes, mais, chose curieuse, avec plus d'ampleur pour les premières. Pour Jeannel « la systole de la pulsation s'est prolongée jusqu'au commencement du Tertiaire, puis elle a été suivie d'un reflux qui a fait disparaître la grande majorité des espèces émigrées dans le nord... » (loc. cit. : 7).

Il faut préciser que notre idée d'une expansion vers le nord de l'entomofaune sud-américaine ancienne ne se base pas sur les mêmes considérations, ni ne suit les mêmes raisonnements que celle de Jeannel. Nos raisons pour expliquer le sens dominant sud-nord, tout au moins pour les Insectes, de cet échange faunistique de la fin du Mésozoïque et du commencement du Cénozoïque sont les mêmes que celles qu'invoque Darlington pour expliquer la prédominance du cours et contraire, nord-sud, au Pléistocène Récent ; la tendance à l'expansion et le succès de la concurrence des groupes dominants, développés sur des aires très grandes et variées, le continent de Gondwan pour l'entomofaune sud-américaine ancienne, les tropiques du Vieux Monde pour les Vertébrés du Pléistocène Récent.

Les exemples donnés par Jeannel ne peuvent pas être écartés sans une analyse détaillée. Ainsi, la pulsation gondwanienne peut expliquer la présence d'un Chisocoptera (Coloptera, Lucanidae) et de représentants d'autres groupes gondwaniens dans l'ambre baltique (Jeannel, 1961 : 41-46) conjointement à celle d'éléments dont la dispersion s'est effectuée dans l'hémisphère nord. L'ambre baltique révèle ainsi un curieux mais non unique mélange d'horofaunes, comparable en une certaine mesure à ce que nous trouvons à présent dans la zone de transition mexicaine et dans le sud des États-Unis. La présence de Marsupiaux fossiles dans l'hémisphère nord (Reig, 1968) peut aussi être expliquée comme une conséquence de cette même pulsation.

Dans beaucoup d'exemples cités par Jeannel, on trouve au moins autant d'éléments permettant de supposer une origine australe, gondwanienne, avec une expansion vers le nord à la fin du Mésozoïque et au commencement du Cénozoïque que d'éléments pouvant avoir eu une origine dans le nord, hémisphère où l'on a trouvé uniquement quelques restes fossiles ou de rares représentants actuels très localisés, et la dispersion dans toutes les terres du sud où survivent des groupes faunistiques riches et variés. Si nous tirons les conséquences logiques des hypothèses de Matthew et de Darlington qui envisagent le développement des groupes dominants dans des aires majeures, il existe de nombreux arguments pour situer leur lieu d'origine dans le sud, dans le grand ensemble du continent de Gondwan. Bien entendu ce phénomène se limiterait à des groupes anciens, évolués au Mésozoïque. Si nous examinons chaque exemple sans idées préconçues, le sud se désigne comme le lieu d'origine, tant par la richesse des formes communes partagées entre des aires aujourd'hui éloignées les unes des autres, que par les remarquables affinités que ces formes conservent entre elles. Ce qui est tout le contraire de la représentation partielle et sporadique des fossiles ou des survivants dans l'hémisphère nord.

§ 12) À la suite de l'évolution des faunes américaines, entre le Paléocène et la fin du Pliocène, se situe une longue période d'isolement et de divergence. Pendant cette période les noyaux des régions actuelles néo-arctique et néo-tropicale accentuent leurs différences qui avaient été sans doute moins importantes au Paléocène.

Les groupes sud-américains diminuèrent d'importance en Amérique du Nord, peut être à cause de changements climatiques ; nous supposons que les émigrants représentaient essentiellement des groupes tropicaux et les formes qui survivent dans le haut plateau mexicain en apportent la preuve. Il est également probable que cette diminution s'explique par la concurrence des nouveaux éléments venant des régions tropicales du Vieux Monde qui continuèrent à arriver en Amérique du Nord par la Behringia et ne pouvaient passer en Amérique du Sud par suite de l'interruption du pont de l'Amérique Centrale. Le caractère holarctique de la région néarctique s'est donc trouvé accentué aux dépens des anciens immigrants sud-américains ; les Vertébrés de ce groupe disparurent, en laissant des traces fossiles de leur émigration. Par contre ces immigrants persistèrent avec les groupes d'Insectes qui évoluèrent dans le Haut Plateau mexicain ; moins nombreux et formant une plus petite partie de l'ensemble, des genres et des groupes d'espèces d'origine sud-américaine évoluèrent aux États-Unis. Mais ici il faut nettement distinguer ces éléments des émigrants post-pliocènes, qui appartiennent à des

groupes d'espèces tropicales ; on retrouve parfois la même espèce dans les plaines côtières mexicaines, avec une pénétration aux États-Unis très restreinte.

§ 13) Pendant cette même période l'Amérique du Sud était restée isolée. Quelques animaux peuvent avoir passé d'île en île par un système de sauts en profitant des terres restées émergées, selon la théorie de Simpson, mais il n'a sans doute pas existé de grand courant migratoire et l'isolement constitue le phénomène biogéographique dominant.

Simpson (1950 : 158) donne une mesure des effets de cet isolement : avant que les échanges soient rétablis vers la fin du Pliocène, l'Amérique du Nord comptait 27 familles de Mammifères terrestres, et l'Amérique du Sud, 29, et deux seulement étaient partagées entre ces deux territoires. Après le rétablissement du passage, au Pléistocène, l'Amérique du Nord et celle du Sud en partageaient 22.

§ 14) Pendant la période d'isolement, pour le groupe des Vertébrés, on constate une évolution conjointe des éléments gondwaniens et des émigrants du nord appartenant à l'horofaune sud-américaine, qui donne naissance à une horofaune très caractéristique et très riche : les Vertébrés du Cénozoïque sud-américain. Chez les Insectes, les éléments gondwaniens, de beaucoup les plus nombreux, évoluent conjointement avec les rares émigrants paléo-américains. Les lignées brésiliennes montrent une tendance à dominer quoique, comme nous l'avons déjà signalé, un certain type de barrière ait empêché la colonisation complète de l'extrême sud.

L'évolution des Insectes est généralement plus lente que celle des Vertébrés, surtout par rapport à un groupe tachytélique comme celui des Mammifères placentaires ; c'est pourquoi les différences entre les éléments paléo-américains et leurs équivalents extra-américains se situent seulement au niveau du groupe d'espèces, exceptionnellement du genre. Nous avons déjà signalé que les groupes gondwaniens montrent des affinités extra-américaines, en général au niveau de la tribu ou de la sous-tribu. La stabilité évolutive post-mésozoïque de beaucoup de groupes d'Insectes en fait des témoins utiles pour pouvoir reconstruire les relations faunistiques de la fin du Mésozoïque, compensant ainsi, tout au moins partiellement, la pauvreté en fossiles.

§ 15) Vers la fin du Pliocène et le commencement du Pléistocène, la communication entre l'Amérique du Nord et celle du Sud se rétablit par le pont Centre-américain. A cette époque la physiographie du Haut Plateau mexicain et des terres hautes du sud du Mexique devait être semblable à l'actuelle. Dans le Haut Plateau mexicain existait une faune d'Insectes d'origine sud-américaine qui avait évolué dans un isolement relatif, cette région étant restée plus ouverte vers le sud-ouest des États-Unis ; il s'y était ajouté des groupes venant du nord. Pour les Vertébrés, la faune était formée de groupes venus du nord, ayant subi parfois une évolution secondaire « in situ ».

Quand les possibilités d'échange entre l'Amérique du Nord et celle du Sud se rétablissent, des courants migratoires dans les deux sens se constituent : les Insectes sud-américains s'étendent vers le nord, sans occuper cette fois-ci le Haut Plateau mexicain ni rentrer dans la sous-région sonorennaise, en donnant les éléments caractéristiques des aires néo-tropicales de la zone de transition mexicaine. Cette expansion nouvelle et limitée de l'entomofaune sud-américaine en direction du nord fut accompagnée par une certaine quantité de Vertébrés, quoique le nombre et l'importance des Vertébrés qui émigrèrent de l'Amérique du Nord vers celle du Sud, l'horofaune holarctique, furent incomparablement plus grands. Ces Vertébrés holarctiques, nouveaux envahisseurs de l'Amérique du Sud, avaient évolué sous les tropiques du Vieux Monde, tout en procédant à des échanges complexes avec l'Amérique du Nord, dans cette aire où les faunes dominantes des Vertébrés cénozoïques ont pu se développer grâce à l'extension et à la diversité qu'elle présentait alors, ainsi que Darlington l'expose d'une manière tout à fait convaincante.

Le grand centre évolutif fut probablement localisé pendant le Mésozoïque au continent de Gondwana, après sa fragmentation et la mise en place des continents selon leur topographie actuelle ; au Cénozoïque ce centre s'étendit suivant la grande extension des régions tropicales de l'Ancien Continent : Eurasie, Malaisie et Afrique.

§ 16) Pour leur expansion récente, que nous appelons ainsi pour la distinguer de l'ancienne expansion pré-écénique, les éléments sud-américains ont suivi en direction du nord les plaines côtières du Mexique, particulièrement celle du Golfe du Mexique, par laquelle ils pénétrèrent jusqu'au Texas et dans le sud-est des États-Unis.

Cette expansion correspond chez les Insectes à ce que nous avons appelé schéma de dispersion néo-tropicale (Halffter, 1964 : 46-49, 74-75). Les espèces qui suivent ce schéma appartiennent toutes à des genres ou même à des groupes d'espèces sud-américaines et présentent différents degrés de pénétration dans la zone de transition mexicaine (voir des exemples chez les Scarabacinae dans le travail cité ci-dessus).

Le premier degré de pénétration comprend des genres à espèces nombreuses largement distribués en Amérique du Sud, principalement dans l'arc Colombie — Vénézuéla — Guyanes; ils ne présentent dans la zone de transition mexicaine qu'une ou deux espèces dont l'aire de distribution s'étend de la Colombie ou du Panama jusqu'aux forêts du nord de l'Amérique Centrale, le Chiapas et le sud du Mexique jusqu'à l'isthme de Tehuantepec. Il correspond à l'expansion, très récente, des espèces tropicales liées à la forêt tropicale ombrophile.

Le deuxième degré de pénétration vers le nord réunit des genres comprenant beaucoup d'espèces sud-américaines, en petit nombre dans la zone de transition mexicaine, mais s'y trouvant plus largement distribuées que le groupe antérieur; la plupart de ces espèces continuent cependant à être liées à la forêt ombrophile, quoiqu'elles puissent en certains cas pénétrer dans la forêt tropicale caducifoliée du bassin du Belas ou monter vers le nord par la plaine côtière du Golfe du Mexique.

Le troisième degré de pénétration dans l'aire de dispersion néo-tropicale comprend des genres possédant de nombreuses espèces dans la zone de transition mexicaine; en général ce sont les mêmes genres qui ont participé à l'invasion ancienne de l'Amérique du Nord, car ils présentent à côté des espèces qui suivent le schéma néo-tropical d'autres groupes d'espèces qui suivent le schéma de dispersion du haut plateau mexicain, donc de pénétration ancienne, et dans beaucoup de cas, des espèces dans la faune sonoriennne et dans celles du sud et du sud-est des États-Unis. Selon leurs affinités avec les espèces sud-américaines, dans ces deux derniers cas, il s'agit soit d'une pénétration ancienne pour les groupes d'espèces endémiques, soit d'une pénétration récente, pour les espèces néo-tropicales à large distribution.

§ 17) Des Insectes néarctiques ou holarctiques venant du nord se répandirent vers la région néo-tropicale, en suivant les systèmes orographiques mexicains et centre-américains. En prenant comme exemple les Carabidae, Ball (1968, 1970) a fourni d'excellentes explications, montrant comment les montagnes servent de voie de dispersion et de centre de diversification et comment les hiatus entre les systèmes montagneux limitent la pénétration vers le sud des espèces néarctiques ou holarctiques. C'est ce que nous avons appelé le schéma de dispersion néarctique (Halffter, 1964) et que nous ne traiterons que superficiellement dans ce travail consacré principalement aux éléments anciens.

La grande majorité de ces Insectes ne dépassent pas les systèmes orographiques mexicains, rencontrant une grande barrière dans l'isthme de Tehuantepec. Quelques espèces continuent vers le sud par les montagnes de l'Amérique Centrale jusqu'au Nicaragua, mais l'aire sans montagnes à la hauteur du lac de Nicaragua semble constituer une barrière infranchissable. Il faut noter le contraste existant avec les formes anciennes du centre de dispersion paléo-américain, d'origine septentrionale également, qui pénétrèrent profondément en Amérique du Sud car elles ne sont pas limitées aux conditions écologiques tempérées-froides des hautes montagnes.

La sous-famille des Geotrupinae (Coleoptera, Scarabacidae) comprend une tribu, les Geotrupini, qui offre un exemple clair du schéma de dispersion néarctique. Les Geotrupinae sont beaucoup plus primitifs dans leur morphologie, leur anatomie et leur comportement que les Scarabacinae. La distribution des quatre tribus de la sous-famille est très caractéristique: La première tribu, les Bolboceratini, montre presque une distribution cosmopolite dans son ensemble, quoiqu'elle comprenne sans doute des groupes de genres et des genres à histoire biogéographique différents, comptant parmi eux quelques types d'origine gondwanienne. La tribu suivante, les Athyreini, comprend un genre de l'Afrique orientale et trois genres américains (Howden et Martinez, 1963); de ces trois genres deux sont sud-américains, l'un avec une distribution extrêmement restreinte, l'autre avec une espèce au Panama et au Costa Rica; le troisième genre, *Neothyreus* Howden et Martinez, possède des espèces en Amérique du Sud, aux Antilles, dans le sud de l'Amérique Centrale et dans la zone de transition mexicaine, mais il ne pénètre pas au Mexique au delà des aires que nous pouvons considérer comme néo-tropicales: les plaines côtières

du Golfe du Mexique et du Pacifique, les pentes des chaînes montagneuses descendant vers ses plaines, les parties tropicales au sud du système volcanique transversal, comprenant la dépression de la rivière Balsas avec une certaine pénétration dans la périphérie méridionale du Haut Plateau. Dans l'ensemble la répartition de la tribu des Athyreini correspondrait à une distribution inabréssienne avec une expansion limitée, donc vraisemblablement récente, vers les aires néo-tropicales du Mexique. La troisième tribu, les Lethrini, est paléarctique, avec une prédominance asiatique. Enfin la quatrième tribu, les Geotrupini, est holarctique : 5 espèces se rencontrent au Canada, appartenant toutes au genre *Geotrupes* ; 18 espèces aux États-Unis, groupées en *Geotrupes* et en 2 genres à distribution restreinte, l'un au sud-est du pays, l'autre exclusivement en Floride ; au Mexique on trouve au moins 17 espèces, appartenant aux genres *Geotrupes* et à l'endémique *Ceratotrupes* ; 2 espèces de *Geotrupes*, se rencontrent au Guatemala et l'une d'elles arrive jusqu'aux hautes terres du Salvador. Dans la zone de transition mexicaine, *Geotrupes*, qui existe aussi en Eurasie, et *Ceratotrupes*, sont limités aux parties hautes des montagnes, occupées généralement par des forêts tempérées, avec des arbres de distribution holarctique également, et parfois par des prairies de haute montagne. Dans ces conditions *Geotrupes* et *Ceratotrupes*, associés avec quelques espèces de Scarabaeinae de dispersion paléo-américaine, principalement les genres *Copris* et *Ontophagus*, remplissent la place écologique que les Scarabaeinae d'origine sud-américaine occupent dans le Haut Plateau mexicain et dans les terres tropicales de la zone de transition. C'est la dispersion typique néarctique. La présence d'espèces différentes correspond aux hiatus existant dans la continuité des systèmes montagneux ; par exemple le système volcanique transversal et les montagnes appelées par Ball les « sierras de Oaxaca » sont le lieu de développement d'un genre endémique, *Ceratotrupes*, déjà mentionné (Halffter et Martinez, 1962).

§ 18) En général l'entomofaune de montagne du Costa-Rica et du Panama semble plutôt constituer une extension vers le nord de l'entomofaune sud-américaine qu'une prolongation des lignées néarctiques, mais ceci représente un problème nécessitant une étude plus approfondie.

§ 19) Selon Reig (1968) le Vertébré le plus ancien de la dernière grande invasion septentrionale ou horofaune holarctique que l'on ait trouvée en Amérique du Sud remonte au Pliocène Moyen, ce qui coïncide avec les premiers signes de la présence des Mammifères sud-américains en Amérique du Nord. Cependant il faut bien noter qu'il s'agit des premiers fossiles connus découverts dans des lieux très éloignés du pont reliant les deux grandes masses continentales : l'un en Argentine, l'autre aux États-Unis. Dans les aires intermédiaires, nous manquons malheureusement de fossiles qui auraient pu nous fournir des indications sur l'époque du commencement des échanges.

Reig situe les migrations massives au Pléistocène : « La première véritable irruption massive d'éléments néarctiques eut lieu à partir du Pléistocène Inférieur (âge uquiéu)... ou a trouvé des Tapiridés, des Cervidés, des Camelidés, des Equidés, des Tayassuidés..., des Gomphotheridés (Mastodontes), des Machaerodontidés. Cette irruption a coïncidé avec l'établissement du pont panaméen, phénomène paléogéographique en relation très probablement avec la phase principale du troisième mouvement de l'orogénèse andine de Groeber dont la manifestation coïncide, selon cet auteur (1951) avec la limite plio-pléistocène » (Reig, 1968 : 252). « Mais cette irruption massive de l'Éopléistocène ne termine pas l'apport néarctique néo-cénozoïque à la faune sud-américaine. Les données paléontologiques montrent que des apports successifs eurent lieu pendant la transgression du Quaternaire. La propagation des éléments nord-américains vers les régions méridionales dut être réglée par des changements climatiques du Pléistocène qui déterminèrent des vagues successives d'immigration... » (Reig, 1968 : 252).

§ 20) La faune actuelle des Insectes de l'Amérique du Nord est une combinaison des éléments suivants :

a) *Éléments holarctiques*, importants dans la partie la plus septentrionale du continent ; leur nombre diminue du nord au sud, quoique certains d'entre eux prolongent leur expansion dans les parties hautes des chaînes de montagnes.

b) *Éléments néarctiques*, présentant des affinités paléarctiques au niveau générique ou plus fréquemment au niveau supra-générique ; néanmoins de nombreux faits permettent de supposer qu'ils ont dû évoluer en Amérique du Nord. Parmi eux on trouve de fortes différences entre les entomofaunes



de l'est et de l'ouest des États-Unis, séparées par une grande aire de superposition ou de soustraction, les plaines centrales, qui possèdent toutefois également quelques éléments qui leur sont propres.

c) *Éléments sud-américains anciens.* Ils correspondent à l'invasion pré-écénique de l'Amérique du Nord par l'entomofaune sud-américaine (paragraphe 8, 9, 10). Ces éléments sont plus abondants dans le sud et dans la sous-région sonoriennne des États-Unis, quoiqu'ils montrent très souvent une distribution plus large, s'étendant en certains cas jusqu'à la frontière du Canada. Les éléments sud-américains anciens sont représentés par des genres ou des lignées d'espèces évoluées en Amérique du Nord, mais en qui l'on retrouve de très grandes affinités avec des éléments de même origine sud-américaine arrivés à la même époque dans la zone de transition mexicaine, suivant le schéma de dispersion dans le Haut Plateau. Les ressemblances entre les uns et les autres sont parfois considérables, quoiqu'il existe également de nombreuses lignées d'origine sud-américaine, ayant persisté et peut-être évolué uniquement aux États-Unis.

Les éléments d'origine sud-américaine ancienne représentent donc une partie assez importante de l'entomofaune de la région arctique, moindre cependant que celle constituée par l'ensemble des espèces montrant des affinités avec les souches du Vieux Monde.

d) *Éléments néo-tropicaux récents* provenant d'invasions post-pliocènes. Ils sont représentés par des espèces appartenant à des groupes originaires du nord de l'Amérique du sud ou de l'Amérique Centrale et s'étendant à travers les terres tropicales des plaines côtières mexicaines. Le long du Golfe du Mexique la pénétration qui s'est effectuée selon plusieurs degrés (paragraphe 16) est limitée aux régions voisines du golfe dans les États-Unis. Le long du Pacifique la distribution de ces émigrants récents s'interrompt sur la côte à la hauteur de l'état mexicain de Sonora, pour constituer plus au nord quelques populations en Arizona.



FIG. 2. — Distribution de *Caenon asmetus* (Say), exemple de dispersion dans le Haut Plateau d'une espèce appartenant à un genre d'origine néotropical. Les lignes indiquent les systèmes orographiques.

§ 21) Les Insectes de la zone de transition Mexicaine suivent les schémas de dispersion décrits ci-après :

a) Avec une origine sud-américaine ancienne : Schéma de dispersion du Haut Plateau. Ces espèces ont une origine et des affinités nettement sud-américaines ; leur aire de dispersion eomprend le Haut-Plateau mexicain et parfois les hautes terres du Chiapas et du Guatémala (voir paragraphe 10 ; Halfter, 1964 : 49-53, 76-78)

Les genres habitant cette aire de dispersion du Haut Plateau pénètrent très peu dans les montagnes qui le bordent, où dominent au contraire les éléments de provenance néarctique, ainsi que les paléo-américains.

Une même origine et une histoire évolutive semblables à celles des éléments de dispersion dans le Haut Plateau mexicain se retrouvent chez quelques groupes fossiles pléistocènes de Californie (Rancho La Brea), relictés de l'extrême sud de la Basse-Californie, ainsi que chez des espèces ou même des genres endémiques des Antilles. Dans tous ces cas il s'agit des restes de l'expansion pré-océanique de l'entomofaune sud-américaine.

b) Avec une origine sud-américaine récente : Schéma de dispersion néo-tropicale. Ce sont des éléments de pénétration récente, post-pliocène, dans la zone de transition mexicaine. En s'étendant vers le nord, ils n'ont pas pénétré dans le Haut Plateau, en partie à cause de la barrière géographique que représentent les montagnes et le Haut Plateau lui-même, mais surtout pour des raisons écologiques : le climat tempéré du Haut Plateau mexicain est peu approprié aux espèces tropicales venant de l'Amérique du Sud ; leur pénétration se limite aux terres tropicales situées au sud du système volcanique transversal et aux plaines côtières des deux littoraux (voir paragraphe 16 ; Halfter, 1964 : 46-49, 74-76).



FIG. 3. — Comparaison des distributions dans le Haut Plateau (pointillé) et néotropicale typique (rayé horizontal) de deux espèces appartenant au même genre, *Canthon*, d'origine sud-américaine. L'espèce du Haut Plateau est *Canthon humectus*, l'espèce néotropicale est *C. indigaceus* Leconte.

c) *Avec une origine septentrionale ancienne : Schéma de dispersion paléo-américain.* Ces éléments correspondent à des taxa de pénétration ancienne en Amérique du Nord, d'où ils se sont répandus par la zone de transition mexicaine jusqu'en Amérique du Sud, particulièrement dans la partie nord de ce continent, et parfois même jusqu'aux Antilles.

Les montagnes actuelles n'ont pas servi de voies de pénétration, mais de centre de spécialisation. De plus les groupes paléo-américains ne se limitent pas aux montagnes.

Dans le cadre du centre paléo-américain nous trouvons deux types de distribution :

1) des espèces relictées, avec des aires très localisées qui occupent généralement des refuges écologiques spécialisés ou protégés de quelque manière, bien que des espèces du même genre ou du même groupe montrent une large distribution eurytropicque dans l'Ancien Continent ;

2) des genres largement répandus, qui occupent différents habitats, en Amérique du Nord, dans la zone de transition mexicaine, et parfois dans une partie de l'Amérique du Sud, où le nombre d'espèces diminue notablement dans le sous-continent méridional.

Les genres qui suivent le schéma paléo-américain dans sa distribution extra-américaine, prédominent dans les zones tropicales ou tempérées-chaudes. Ces Insectes n'ont sans doute pas pu pénétrer en Amérique par le pont de Behring dans les conditions climatiques existant pendant les dernières périodes du Cénozoïque, ce qui représente un argument en faveur de l'ancienneté de leur arrivée sur le continent américain, surtout si l'on considère tout un ensemble faunistique et non uniquement un genre déterminé qui pourrait changer ses exigences écologiques avec le temps.

Un deuxième argument en faveur de l'ancienneté des genres paléo-américains est fourni par leur très large distribution dans le monde : quelques uns sont cosmopolites, (Australie incluse) ; les autres se rencontrent dans toutes les régions tropicales et les zones tempérées-chaudes de l'Ancien Continent et présentent un grand nombre d'espèces endémiques localisées géographiquement ainsi que des spécialisations écologiques, des particularités du comportement et une grande diversification des espèces.

En conclusion leur dispersion a dû s'effectuer au Miocène, avant la surrection du Haut Plateau mexicain et l'expansion du désert à l'Ouest de l'Amérique du Nord. L'élévation du Haut Plateau et des systèmes orographiques donna naissance à des espèces de montagne ; la désertification influa sur le développement des espèces ayant des habitats particuliers, comme les nidicoles, par exemple.

d) *Avec une origine septentrionale récente : Schéma de dispersion néarctique.* Cette dispersion a été suivie par des espèces appartenant à des genres ou à des groupes supra-génériques, parfois d'origine néarctique, mais en majorité de distribution holarctique ; on les rencontre dans la zone de transition mexicaine, dans la partie haute des grands systèmes orographiques, en général au dessus de 1 500 m d'altitude (voir paragraphe 17 ; Ball, 1968-1970).

§ 22) L'entomofaune des Grandes Antilles est formée principalement par des éléments sud-américains anciens et paléo-américains ; dans les deux cas le degré d'endémisme est très marqué, aussi bien au niveau générique qu'au niveau spécifique. D'autre part chaque île possède une faune très particulière, avec très peu d'éléments communs avec d'autres îles.

Certaines espèces appartiennent à des genres du Vieux Monde, qui peuvent ne pas être représentés sur le continent américain, où ils ont dû probablement disparaître, mais qui ont conservé néanmoins des représentants dans les îles, comme c'est le cas pour deux Scarabaeinae. Matthews (1966), en se référant aux Scarabaeinae, (mais c'est tout aussi valable pour les autres groupes faunistiques) suppose que les Grandes Antilles conservent encore à l'heure actuelle une entomofaune qui serait un reflet de celle du Cénozoïque moyen en Amérique du Nord et en Amérique Centrale, avec un mélange d'éléments néarctiques et néo-tropicaux anciens.

§ 23) Les Petites Antilles ne possèdent que très peu de genres uniquement d'origine sud-américaine. On trouve exceptionnellement les mêmes espèces que sur le continent, mais la majorité d'entre elles sont exclusivement cantonnées dans une ou plusieurs îles. La plus grande partie de cette faune est composée par des immigrants récents, et il est possible de distinguer plusieurs étapes de colonisation à partir de l'Amérique du Sud, d'après leur degré d'endémisme. On ne trouve pas de relation zoogéographique entre les Grandes et les Petites Antilles (voir une discussion très intéressante de la zoogéographie de nos groupes-exemples aux Antilles dans Matthews, 1966).

§ 24) L'Amérique du Sud possède une entomofaune formée essentiellement et presque exclusivement d'éléments anciens d'origine gondwanienne (voir le paragraphe 7) ou septentrionale : paléo-américains, avec une prépondérance des premiers. Ce que nous pouvons considérer comme un *Élément récent* n'est qu'un dérivé évolué sur place de ces lignées anciennes.

Nous avons étudiés deux des sous-régions composant la région néotropicale (voir Rapoport, 1968) : la sous-région de l'Amérique Centrale, qui comprend la zone de transition mexicaine jusqu'au lac de Nicaragua, et la sous-région antillaise.

Les autres sous-régions néotropicales reflètent fondamentalement des différences écologiques et c'est ce qui explique que leurs limites varient énormément suivant les auteurs, selon le groupe que ceux-ci utilisent pour l'analyse et l'étude des nécessités écologiques. Les jugements les plus généraux et d'une plus grande validité écologique et historique, applicables à un grand nombre de groupes, sont principalement ceux de Ringuelet et ceux dont Rapoport a effectué la synthèse.

En plus des deux sous-régions déjà mentionnées, Rapoport (1968) signale les sous-régions guyano-brésilienne, andino-patagonique et araucane.

La première comprend la grande forêt amazonienne, la plus grande et la plus riche du monde, avec des communautés tropicales très variées. Dans cette aire immense qui a conservé un climat tropical pendant le Cénozoïque évoluent des éléments gondwano-inabrésiens avec quelques très rares apports paléo-américains. Elle constitue le noyau central et dominant de l'entomofaune néo-tropicale qui irradie sur le reste du continent par les processus que nous avons signalés en exposant cette théorie.

La sous-région andino-patagonique nous paraît construite très artificiellement. Elle comprend des éléments guyano-brésiliens ayant eu en Patagonie un centre secondaire d'évolution, avec une adaptation à des conditions sèches et tempérées-froides. Ces éléments se mélangent avec quelques éléments paléantarctiques qui montent vers le nord. Nous avons déjà signalé qu'à travers les Andes s'étendent aussi bien des espèces d'origine paléantarctique que des lignées guyano-brésiliennes évoluées en Patagonie et dans le nord de l'Argentine. En Patagonie et dans les zones xérophiles argentines se rencontrent même quelques éléments paléo-américains de pénétration très ancienne. Au nord des Andes on trouve aussi de très rares représentants de ce que nous avons nommé le schéma de dispersion néarctique, avec des éléments paléo-américains mélangés aux éléments originaires des aires tropicales voisines, à entomofaune guyano-brésilienne. La sous-région andino-patagonique est donc une sous-région sans histoire zoogéographique propre, de composition hétérogène et dont les seules caractéristiques communes sont écologiques : les pluies rares, le climat tempéré-froid, dû à la latitude dans le sud et à l'altitude dans les Andes, et enfin l'isolement produit par des aires tropicales voisines.

La sous-région araucane, ou le district zoogéographique austral de la cordillère de Ringuelet, comprend les forêts de la Patagonie et du Chili. Son entomofaune est dominée, ainsi que sa flore, par des éléments paléantarctiques, à caractère fortement relictuel, et offre un grand contraste avec le reste de la région néotropicale.

Rapoport (1968 : 88) suppose que 87 % de sa faune indique des relations directes et exclusives entre l'Araucanie et la région australienne. Cet auteur propose et discute longuement sur l'opportunité de reconnaître une *région holantarctique* qui correspondrait à la distribution des lignées paléantarctiques aux extrémités australes des continents du sud. Nous croyons plus logique de reconnaître l'existence de cette sous-région araucane, car elle n'est pas isolée du reste du continent malgré ses grandes affinités extra-américaines ; en effet certains éléments guyano-brésiliens y pénètrent et plusieurs de ses groupes se répandent vers le nord en suivant la chaîne des Andes.

Nous tenons à remercier le Dr. Radu Racotta et M<sup>me</sup> Mercèdes Fernandez Castello pour toute l'aide qu'ils nous ont donnée pour la traduction en français de ce travail.

## APPENDICE 1.

DISTRIBUTIONS DES TRIBUS, SOUS-TRIBUS ET GENRES DE LA  
SOUS-FAMILLE DES SCARABAEINAE

Cette liste est basée en grande partie sur celle de Halffter et Matthews (1966), mais elle présente cependant plusieurs modifications, surtout dans les *Canthonina* américains et les *Phanaeina*.

Dans toute analyse biogéographique, un des principaux problèmes est posé par les lacunes de la taxonomie du groupe. Mais les Scarabaeinae sont bien connus et l'on travaille actuellement sur ce groupe. Cependant quelques tribus ont encore besoin de révisions au niveau générique, en particulier les *Dichotomina*, et il est probable que l'Australie et les Iles du Pacifique donnent asile à plus de genres que nous n'en connaissons.

Comme les Scarabaeinae constituent un groupe prédominant dans les régions tropicales et tempérées-tropicales, le terme « cosmopolite » indique une distribution dans toutes les régions intertropicales et tempérées-chaudes ; dans le cas unique du genre *Onthophagus* le terme est employé dans un sens plus large et comprend des espèces vivant dans des terres tempérées-froides de l'hémisphère nord.

Quand on indique « Amérique du Sud » ou « Néotr. » et que le contraire ne soit pas spécifié, le genre n'existe pas au Chili ni dans la partie australe de l'Argentine.

SOUS-FAMILLE DES SCARABAEINAE  
(= Coprinae)

## TRIBU DES ONTHOPHAGINI

Cosmopolite. Nettement moins abondantes dans l'hémisphère occidental, spécialement en Amérique du Sud où n'existent que quelques espèces, alors qu'on en trouve plus de 1 500 dans les régions tropicales du Vieux Monde. Leur souche écologique est occupée en partie en Amérique du Sud par de petits *Dichotomina*.

*Onthophagus* Latreille (= *Onthoellus* Balthasar). — On a pu diviser le seul genre de Scarabaeinae véritablement cosmopolite, malgré sa grande homogénéité ; on y trouve les sous-genres suivants, cantonnés pour la plupart dans les régions tropicales de l'Ancien Continent :

*Prongoderus* Lansberge, *Diasiellopalpus* Lansberge, *Serrophorus* Balthasar, *Digitonothophagus* Balthasar, *Phanacromorphus* Balthasar, *Paraphanaecomorphus* Balthasar, *Strandius* Balthasar, *Colobonothophagus* Balthasar, *Gibbonothophagus* Balthasar, *Micronothophagus* Balthasar, *Parascatonomus* Paulian, *Onthophagiellus* Balthasar, *Paranorthophagus* Balthasar, *Endrodius* Balthasar, *Indachorius* Balthasar, *Pseudonorthophagus* Balthasar, *Evonothophagus* Balthasar et *Onthophagus* Latreille.

*Mimonthophagus* Balthasar — Éthiop.

*Macropocopris* Arrow — Austr.

*Caccobius* Thompson — Paléarc., Oriental, Éthiop.

*Milichus* Péringuey — Éthiop.

*Cyobius* Sharp — Oriental.

*Anoctus* Sharp — Oriental.

*Caccophilus* Jekel — Éthiop.

*Phalops* Erichson — Éthiop., Oriental.

## TRIBU DES ONITICELLINI

## SOUS-TRIBU DES ONITICELLINA.

Groupe d'origine septentrionale; plus abondant dans les régions Ethiopienne et Orientale; il manque en Australie. Avec une pénétration très ancienne dans le continent américain, les espèces qui y survivent actuellement présentent toutes des caractéristiques d'espèces relictues.

*Liatongus* Reitter — Ethiop., Oriental, une espèce dans l'ouest de l'Amérique du Nord, et deux espèces au Mexique avec une dispersion paléo-américaine.

*Oniticellus* Serville, avec les sous-genres *Euoniticellus* Janssens, *Paroniticellus* Balthasar et *Oniticellus* Serville. — Afrique et Eurasie; en Amérique se rencontre seulement une espèce, qui constitue peut-être un sous-genre différent, dans les Grandes Antilles.

*Pseudoniticellus* Kraatz — Oriental.

*Scaptocnemis* Péringuey — Ethiop.

*Drepanoplatynus* Boucomont — Ethiop.

*Tiniocellus* Péringuey — Ethiop., Oriental.

*Tragiscus* Klug (= *Deronitis* Arrow) — Ethiop.

## SOUS-TRIBU DES DREPANOCERINA.

Éthiopienne et Orientale, avec une espèce relictue à la Jamaïque (Antilles).

*Drepanocerus* Kirby (= *Cyptochirus* Lesne).

## SOUS-TRIBU DES HELICTOPLEURINA.

Exclusive à Madagascar.

*Helictopleurus* Orbigny.

## TRIBU DES ONITINI

Principalement Ethiopienne, pour 75 % des espèces; les trois genres restants sont pour 13 % paléarctiques et pour 12 % orientaux.

*Chironitis* Lansberge — Paléar., Ethiop., Oriental.

*Aptychonitis* Janssens — Ethiop.

*Onitis* Fabricius — Paléar., Ethiop., Oriental, avec quelques espèces en Nouvelle-Guinée.

*Tropidonitis* Janssens — Ethiop.

*Allonitis* Janssens — Ethiop.

*Bubas* Mulsant — Méditerranéen.

*Megalonitis* Janssens — Ethiop.

*Heteronitis* Gillet — Ethiop.

*Pleuronitis* Lansberge — Ethiop.

*Kolbeellus* Jacobs — Ethiop.

*Neonitis* Péringuey — Ethiop.

*Acanthonitis* Janssens — Ethiop.

*Gilletellus* Janssens — Ethiop.

*Anonychonitis* Janssens — Ethiop.

*Platyonitis* Janssens — Ethiop.

*Paronitis* Balthasar — Ethiop.

*Lophodonitis* Janssens — Ethiop.

*Epionitis* Balthasar — Ethiop.

## TRIBU DES COPRINI

## SOUS-TRIBU DES DICHOTOMINA.

(= Pinotina). Avec une distribution gondwanienne prédominante dans l'ouest, les régions Néotropical et Éthiopienne.

*Deltorhinum* Harold — Néotr.

*Bdelyrus* Harold — Néotr.

*Bdelyropsis* Pereira, Vulcano et Martinez — Amérique Centrale.

*Pedaridium* Harold — Néotr.

*Aphengium* Harold — Néotr.

*Trichillum* — Néotr.

*Urozyx* Westwood — Néotr. Ce genre comprend actuellement, en plus des espèces de type Dichotomine, d'autres formes qui semblent appartenir aux Coprina. Il s'agit donc d'un genre artificiel qui doit être divisé en deux parties, l'une de forme typique Dichotomina, l'autre avec des caractéristiques de Coprina pour des espèces qui semblent cantonnées dans les chaînons des Andes.

*Pseudurozyx* Balthasar — Néotr.

*Scatomus* Erichson — Néotr.

*Orthocharis* Westwood — Néotr.

*Ateuchus* Weber (= *Choeridium* Serville) — Néotr.

*Hypocanthidium* Balthasar — Néotr.

*Canthidium* Erichson — Néotr.

*Neocanthidium* Martínez, Halffter et Pereira — Néotr.

*Chalocopriss* Burmeister — Néotr.

*Holocephalus* Hope — Néotr.

*Dichotomus* Hope (= *Pinotus* Erichson) — Néotr., avec une espèce au Chili.

*Isocopriss* Pereira et Martínez — Néotr.

*Ontherus* Erichson — Néotr.

*Zonocopriss* Arrow (= *Plesiocanthion* (Gillet) de position taxonomique douteuse — Néotr.

Les deux genres suivants ont été exclus par Edmonds (1972) des Phanacini et restent provisoirement isolés dans une position incertaine, dans les Dichotomina :

*Gromphas* Brullé — Néotr.

*Oruscatus* Bates — Néotr.

*Macroderes* Westwood — Éthiop.

*Sarophorus* Erichson — Éthiop.

*Pinacotarvus* Harold — Éthiop.

*Coptorhina* Hope (= *Frankenbergerius* Balthasar) — Éthiop.

*Delopleurus* Erichson — Éthiop., Oriental.

*Stiptopodius* Harold — Éthiop.

*Saproecius* Péringuey — Éthiop.

*Xinidium* Harold — Éthiop.

*Paropinotus* Harold — Éthiop.

*Caccobiomorphus* Balthasar — Éthiop.

*Aulonocnemis* Klug — Éthiop., Oriental.

*Disphysema* Harold — Oriental.

*Parachorius* Harold — Oriental.

*Paraphytus* Harold — Éthiop., Oriental (Japon inclus).

*Onychothecus* Boucomont — Oriental.

*Pedaria* Laporte — Éthiop., Austr.  
*Heteroclitopus* Péringuey — Éthiop., Austr.  
*Thyregis* Blackburn — Austr.

#### SOUS-TRIBU DES PHANAECINA.

Exclusivement américaine et nettement originaire de la sous-région guyano-brésilienne; elle s'étend par le nord jusqu'à l'est et au sud-est des États-Unis. En Amérique du Sud elle manque au Chili et au sud de l'Argentine. La classification des Phanaecina que nous suivons est celle proposée par Edmonds (1972). *Bolbites* Harold, genre de position douteuse dans les Phanaecina; il marque peut être la transition entre ce groupe et les autres Coprini (Edmonds, 1972). — Néotr.

*Diabroctis* Gistel (= *Taurocopris* Olsoufieff) — Amérique du Sud.

*Sulcophanaeus* Olsoufieff — Amérique du Sud; avec un groupe d'espèces suivant la forêt ombrophile jusqu'au sud du Mexique, et une espèce d'un groupe différent à la Jamaïque.

*Phanaeus* Mac Leay, avec deux groupes d'espèces: Le premier, sud américain, s'étend jusqu'aux aires tropicales du Mexique, en suivant un schéma de dispersion néo-tropical. Le deuxième est formé par deux ensembles: l'un qui s'étend depuis l'Amérique du Sud, l'extrême nord-ouest et une partie du nord de la côte du Pacifique, jusqu'au Mexique où il possède un centre important de diversification, avec des espèces qui suivent les schémas de dispersion dans le Haut plateau mexicain et la région néotropical. L'autre ensemble a une aire de dispersion qui s'étend depuis la



FIG. 4. — Distribution de *Phanaeus quadridens* (Sny). Les mêmes considérations que pour *Canthon humectus* dans la figure 2.



frontière mexicaine jusqu'à l'est et au nord-est des États-Unis et une partie très réduite du sud du Centre-ouest, avec un centre d'irradiation dans le sud-est des États-Unis, mais il manque aussi bien en Californie qu'en Basse-Californie. Le deuxième groupe d'espèces de *Phanaeus* peut être considéré comme de pénétration ancienne en Amérique du Nord et dans la zone de transition mexicaine, ayant évolué dans cette zone d'où il a irradié par la suite. Son premier ensemble se diversifie complètement dans cette zone, au nord-ouest de l'Amérique du Sud qui semble avoir été envahie depuis l'Amérique Centrale en suivant des cycles différents et complexes d'expansion et de diversification, centrés dans les hauts plateaux, la dépression de la rivière Balsas et le sud du Mexique central. Le deuxième ensemble a évolué aux États-Unis.

*Oxyterson* Castelnau, avec deux sous-genres en Amérique du sud tropicale.

*Coprophanaeus* Olsoufieff, avec trois sous-genres. Deux (*Metallophanaeus* et *Megaphanaeus*) sont sud-américains; le troisième (*Coprophanaeus* s. str.) s'étend de l'Amérique du Sud jusqu'à la zone de transition mexicaine, suivant le schéma de dispersion néotropical.

*Dendropaemon* Perty, avec trois sous-genres, tous exclusivement Sud-américains.

*Tetrameris* Klages — Amérique du Sud.

*Homalotarsus* Janssens — Amérique du Sud.

*Megatharsis* Waterhouse — Équateur.

#### SOUS-TRIBU DES ENNEARADINA.

Argentine.

*Ennearabdus* Lonsberge — Argentine.

#### SOUS-TRIBU DES COPRINA.

Cosmopolite, très probablement d'origine septentrionale; près de 65 % des espèces sont Éthiopiennes.

*Helicocopris* Hope (Il s'agit probablement d'un *Dichotomina*) — Éthiop., Oriental.

*Copridaspidus* Boucomont — Éthiop., Oriental.

*Catharsius* Hope, avec les sous-genres *Metacatharsius* Paulian — Éthiop., *Catharsius* Hope — Éthiop., Oriental.

*Synopsis* Bates — Oriental, Paléar.

*Microcopris* Balthasar — Éthiop.

*Pseudocopris* Ferreirs — Éthiop.

*Copris* Müller, avec les sous-genres *Litocopris* Waterhouse — Éthiop., *Paracopris* Balthasar — Éthiop. et *Copris* Müller, — Cosmopolite, sauf en Australie.

Toutes les espèces américaines appartiennent au sous-groupe *Copris*. Leur séparation nette en deux groupes a été interprétée par Matthews (1961 : 33) comme le résultat probable de deux invasions de formes ancestrales originaires d'Asie. La dispersion en Amérique est du type paléo-américain. Un des groupes comprend deux ensembles d'espèces : l'un limité à l'est des États-Unis, l'autre répandu dans les terres basses tropicales qui se prolongent depuis le Mexique jusqu'à l'Équateur. L'autre groupe est cantonné dans les Hauts Plateaux et les montagnes de la zone de transition mexicaine jusqu'au Costa-Rica et au volcan de Chiriqui (Matthews, 1961; Matthews et Halffter, 1968) avec un complexe d'espèces dérivées dans l'est des États-Unis. Une espèce fossile de ce deuxième groupe a été trouvée dans le Pléistocène de Californie (op. cit. 160-161).

Les espèces de Coprina, actuellement incluses dans le genre *Uroxyys* (*Dichotomina*) se rencontrent en Équateur et dans les chaînes de la région centrale des Andes.

*Palaeocopris* Pierce, fossile du Pléistocène, de position incertaine dans la tribu. — Californie.

*Coptodactyla* Burmeister, avec les sous-genres *Boucomontia* Paulian et *Coptodactyla* Burmeister. — Austr.

*Arrowianella* Paulian — Austr.

*Pseudopedaria* Felsche — Éthiop.

*Scatimus* Erichson — Néotr.

## TRIBU DES SCARABAEINI

## SOUS-TRIBU DES EUCRANIINA.

Néotropicale.

- Anomiopsoides* Blackwelder (= *Anomiopsis* Burmeister) — Argentine.  
*Glyphoderus* Westwood — Argentine.  
*Eucranium* Brullé — Néotr.

## SOUS-TRIBU DES SISYPHINA.

D'origine probable septentrionale, elle domine dans les régions tropicales de l'Ancien Continent, mais a eu une large expansion ancienne.

- Sisyphus* Latreille — Éthiop., Paléarc., Oriental., Mexique et Nicaragua, dans la zone de transition mexicaine, avec une dispersion paléo-américaine très fragmentée, de type relictuel.  
*Nesosisyphus* Vinson — île Maurice.

## SOUS-TRIBU DES GYMNOLEURINA.

Ancien Continent, nette origine septentrionale.

- Gymnoleurus* Illiger — Paléar., Éthiop., Oriental.  
*Paragymnoleurus* Shipp — Oriental, Célèbes inclus.  
*Garreta* Janssens — Éthiop., Paléar., Oriental.  
*Allogymnoleurus* Janssens — Éthiop., Oriental.

## SOUS-TRIBU DES SCARABAEINA.

Ancien Continent, particulièrement dans les régions tropicales ; origine septentrionale indéniable.

- Pachysoma* MacLeay — Éthiop.  
*Neopachysoma* Ferreira — Éthiop.  
*Mnematum* MacLeay — Éthiop.  
*Neomnematum* Janssens — Madagascar, une espèce.  
*Scarabaeus* Linnaeus, avec les sous-genres *Kheper* Janssens, *Scarabaeolus* Balthasar et *Scarabaeus* Linnaeus — Éthiop., une espèce à Madagascar, Paléarc.  
*Neateuchus* Gillet — Éthiop.  
*Madaiteuchus* Paulian — Madagascar.  
*Drepanopodus* Janssens — Éthiop.  
*Pachylomera* Kirby — Éthiop.  
*Circellum* Latreille — Éthiop.  
*Sceliages* Westwood — Éthiop.  
*Sebasteos* Westwood — Éthiop.  
*Ateuchites* Meunier (fossile) — Paléar.

## SOUS-TRIBU DES CANTHONINA.

Origine gondwanienne. C'est en Amérique, particulièrement dans la région néo-tropicale que l'on rencontre le plus grand nombre d'espèces ; dans cette région ce groupe atteint sa plus grande importance, tant pour le nombre des individus que pour son importance écologique. Ensuite vient la région australienne, bien que la connaissance imparfaite de sa faune, actuellement encore à l'étude, ne permette pas de se faire une idée exacte de sa richesse. Le critère taxonomique que nous suivons ici a été défini dans la Monographie de Halffter et Martínez, (1966, 1967, 1968) particulièrement dans sa quatrième partie, actuellement sous presse.

- Eudinopus* Burmeister — Argentine.
- Megathoposoma* Balthasar — zone de transition mexicaine, de Chiapas au Costa-Rica.
- Megathopa* Eschscholtz — sud de l'Amérique du Sud; une espèce habite le Chili central.
- Malagioniella* Martínez, avec le sous-genre *Malagioniella*, sud-américain, avec une espèce dans la zone de transition mexicaine (schéma de dispersion néo-tropical) et le sous-genre *Megathopomima* Martínez, en Amérique du Sud.
- Streblopus* Lansberge (= *Streblopoidea* Balthasar) — Amérique du Sud, avec une distribution relic-tuelle très discontinue.
- Canthonella* Chapin (= *Ipselissus* Olsoufieff) — distribution discontinue en Amérique du Sud, avec un groupe d'espèces dans les Grandes Antilles.
- Agamopus* Bates — Amérique du Sud, jusqu'en Amérique Centrale (Salvador).
- Sinapisoma* Boucomont — Amazonie, Guyane.
- Paracanthon* Balthasar — Néotr.
- Pseudocanthon* Bates (= *Opiocanthon* Paulian) — Néotropical; entre dans la zone de transition mexicaine, avec des espèces dans les Grandes et les Petites Antilles.
- Canthochilum* Chapin (= *Antillacanthon* Vulcano et Pereira; = *Chopincanthon* Vulcano et Pereira) — Grandes Antilles.
- Deltochilum* Eschscholtz, avec 9 sous-genres — Amérique du Sud; pénètre dans la zone de transition mexicaine et le sud-est des États-Unis selon le schéma de dispersion néotropical.
- Cryptocanthon* Balthasar — Néotropical.
- Canthotrypes* Paulian — Amazonie.
- Scybalophagus* Martínez — Argentine, chaîne Andine jusqu'au Pérou.
- Xenocanthon* Martínez — Argentine et Brésil.
- Goniocanthon* Pereira et Martínez — Amérique du Sud.
- Melonocanthon* Halffter — États-Unis.
- Canthon* Hoffmannsegg, avec les sous-genres suivants: *Peltecanthon* Pereira — Amérique du Sud; *Trichocanthon* Pereira et Martínez — Néotropical; *Boreocanthon* Halffter — États-Unis et Mexique; *Nesocanthon* Pereira et Martínez — Grandes Antilles; *Glaphyrocanthon* Martínez (= *Geocanthon* Pereira et Martínez) — Amérique du Sud, pénètre dans la zone de transition mexicaine jusqu'aux États-Unis, suivent une dispersion néotropical; *Pseudopilius* Martínez — Amérique du Sud; *Deltepilissus* Pereira — Amérique du Sud; *Francomonrosia* Pereira et Martínez — Amérique du Sud; *Canthon* Hoffmannsegg — Depuis la frontière du Canada jusqu'en Argentine, sauf dans l'extrême sud et au Chili.
- Tetraechma* Blanchard — Argentine.
- Holocanthon* Martínez et Pereira — Amérique du Sud.
- Anisocanthon* Martínez et Pereira — Amérique du Sud.
- Canthonidia* Paulian — Amérique du Sud.
- Scybalocanthon* Martínez, avec les sous-genres *Vulcanocanthon* Pereira et Martínez: Argentine — *Scybalocanthon* — de l'Amérique Centrale à la Bolivie; *Canthomoechus* Pereira et Martínez — Amérique du Sud.
- Anochalcoo* Hape — Éthiop.
- Gyronotus* Lansberge — Éthiop.
- Byrrhidium* Harold (= *Elassocanthon* Kolhe) — Éthiop.
- Epirhinus* Reiche — Éthiop.
- Pseudopirinus* Ferreira — Éthiop.
- Aphengocus* Péringuey — Éthiop.
- Odontolama* Boheman — Éthiop.
- Epilissus* Reiche — Madagascar, Afrique du Sud, Austr.
- Apotolampus* Olsoufieff — Madagascar.
- Arachnodes* Westwood, avec les sous-genres *Pseudarachnodes* Lebis et *Arachnodes* Westwood — Madagascar.
- Epactoides* Olsoufieff, avec les sous-genres *Aleiantus* Olsoufieff et *Epactoides* Olsoufieff — Madagascar.

- Nanos* Westwood — Madagascar.  
*Sphaerocanthon* Olsoufieff — Madagascar.  
*Nesovinsonia* Martinez et Pereira — île Maurice.  
*Phacosomoides* Martínez et Pereira — île Maurice.  
*Phacosoma* Boucomont — Oriental.  
*Cassolus* Sharp — Oriental.  
*Pycnopanelus* Arrow — Oriental.  
*Panelus* Lewis — Oriental, Japon, Austr., Éthiop.  
*Lepanus* Balthasar — Austr.  
*Monoplistes* Lansberge — Austr.  
*Tennoplectron* Westwood — Austr.  
*Tesserodon* Hope — Austr.  
*Sauvagesinella* Paulian — Austr.  
*Cephalodesmius* Westwood — Austr.  
*Canthonosoma* MacLeay — Austr.  
*Aulacopris* White — Austr.  
*Coproecus* Reiche — Austr.  
*Heteroteuchus* Paulian — Austr.  
*Ignambia* Heller — Nouvelle-Calédonie.  
*Labroma* Sharp — Austr.  
*Mentophilus* Laporte — Austr.  
*Onthobius* Reiche — Nouvelle-Calédonie.  
*Saphobius* Sharp — Nouvelle-Zélande.  
*Paraphacosomoides* Balthasar — Austr.

## SOUS-TRIBU DES ALLOSCELINA.

Éthiopienne et Orientale.

- Alloscelus* Boucomont — Éthiop.  
*Megaponerophilus* Janssens — Éthiop.  
*Afroharoldius* Janssens — Éthiop.  
*Freyus* Balthasar — Éthiop.  
*Haroldius* Boucomont — Oriental.  
*Ponerotrogus* Silvestri — Oriental.

## TRIBU DES EURYSTERNINI

Néotropicale.

- Eurysternus* Dalman — Amérique du Sud et zone de transition mexicaine, avec une dispersion néotropicale  
 Le genre *Platyphymatia* Waterhouse d'Australie n'est pas un Sisyphina, suivant l'opinion d'Éric G. Matthews, (in litt.); il doit beaucoup plus probablement constituer une sous-tribu indépendante, avec peut être des affinités lointaines avec les Eurysternini.

## APPENDICE 2.

## ANCIENNETÉ DES SCARABAEINAE.

Les plus anciens Pterygota montrant une vénéation ailaire bien développée appartiennent au Carbonifère (Sharov, 1966 : 114-115); ces Insectes, placés par Kukulova dans la famille des Paoliidae,

sont connus maintenant par un bon nombre de genres et d'espèces (selon Sharov 1966 : 114-115). Sharov considère que les Psabidae ont des ailes nettement différentes de celles des Paléodictyoptera, quoique le plan général de véneration soit similaire dans ces deux groupes. Pour Sharov cette famille formerait un ordre, les Protoptera, dans l'infra-classe des Archoptera qui comprend également *Eopterium*. Les Protoptera constitueraient le premier groupe d'Insectes ailés avec véneration et c'est d'eux que proviendraient aussi bien les Palaeoptera que les Neoptera. Dans le cadre des Neoptera (Oligoneoptera) les Coleoptera apparaissent au début du Permien.

Les fossiles de Coléoptères, qui appartiennent peut être à la famille des Scarabaeidae, sont *Aphodites prologues* Heer du Lias et *Geotropodes lithographicus* Dieckmüller du Jurassique (Balthasar, 1956 : 85; Halffter, 1959). Selon Balthasar les restes fossiles que l'on peut attribuer avec certitude à la famille des Scarabaeidae n'apparaissent qu'après le début du Cénozoïque, et à part une exception plus ancienne, seulement à l'Oligocène. Il faut mentionner cependant que Crowson (1955 : 42) cite un *Geotropinac* du Crétacé de Chine, mais ce sont surtout les boules de nidification fossiles de Scarabaeinae, découvertes en Amérique du Sud, qui présentent une grande importance. Nous nous sommes référés à ces boules en deux occasions (Halffter, 1959; Halffter et Matthews, 1966 : 153-155); nous les avons examinées et nous en disposons maintenant d'une certaine quantité, ce qui permet de les étudier. Les plus anciennes appartiennent au Crétacé selon Roselli et correspondent au grès rouge de Colonia en Uruguay; il existe quelques doutes sur l'ancienneté de ce grès rouge et Frenguelli considère qu'il appartient plutôt au Miocène, mais le problème de son âge exact continue à se poser. Ce dernier auteur décrit de nombreuses boules trouvées dans l'Oligocène inférieur et Moyen et le Miocène d'Argentine. Nous avons examiné les boules de l'Uruguay ainsi que celles de l'Argentine, les exemplaires étudiés par Frenguelli ainsi que d'autres spécimens nouveaux mis à notre disposition par le Dr. Rosendo Pascual du Musée de la Plata. Il n'y a pas de doute qu'il s'agisse bien de boules de nidification de Scarabaeinae. D'après leurs caractéristiques, nous n'hésitons pas à les attribuer pour la plupart au genre *Phanaeus* (Coprini, Phanaeina), car, parmi celles que nous avons ouvertes et étudiées, beaucoup sont exactement semblables à celles que les Scarabés de ce genre construisent actuellement. Un autre genre auquel on pourrait les attribuer est *Dichotomius* (Coprini, Dichotomina), dont une seule espèce, à notre connaissance fabrique des boules semblables à celles de *Phanaeus*.

Frenguelli a attribué quelques boules de l'Oligocène et du Miocène au genre *Megahopa*, maintenant scindé en deux genres nouveaux : *Megahopa* et *Malagoniella* (Scarabaeinae, Canthonina); cette hypothèse se soutient, car quelques *Malagoniella* actuels recouvrent leurs boules de nidification d'une couche d'argile.

La fabrication d'une boule de nidification de fumier ou de charogne recouverte d'une couche soigneusement disposée d'argile ou de terre argileuse, avec une chambre supérieure pour l'œuf, peut être considérée comme une forme de nidification très évoluée (voir une longue discussion dans Halffter et Matthews 1966.). A notre connaissance, la fabrication de ce genre de boule de nidification recouverte d'argile fait supposer l'existence d'un comportement sexuel complexe ainsi que d'une élaboration perfectionnée, que l'on ne rencontre que dans le Groupe II de nidification, d'après la dénomination de Halffter et Matthews (1966); cet ensemble de Coprini dériverait sans aucun doute du Groupe I, plus primitif.

Le mécanisme de protection de la boule de nidification par une couche extérieure de terre se rencontre chez quelques espèces appartenant à différentes espèces de Scarabaeinae. Dans le Groupe II déjà mentionné, où la protection avec de la terre atteint sa plus grande perfection, ce mécanisme n'apparaît que chez les formes gondwanicques : les *Phanaeina*, très évolués, appartenant seulement à la région néotropicale avec une radiation secondaire en Amérique du Nord; dans une espèce du genre néotropical *Dichotomius*, dont les différentes espèces vont de la nidification primitive du Groupe I, avec une simple galerie d'alimentation, jusqu'à la protection argileuse de leurs boules de nidification; et dans un genre éthiopien et oriental, *Heliocopsis*, qui selon nous rentre dans les *Dichotomina* (voir Halffter et Matthews, 1966 : 139). Chez les Coprini, l'équivalent d'origine septentrionale, non gondwanienne, des sous-tribus *Phanaeinae* et *Dichotomina* est représenté par la sous-tribu des Coprini. Son origine et sa dispersion peuvent se situer dans l'hémisphère nord, bien qu'elle présente un grand développement en Afrique et un moindre dans l'Inde, comme il arrive pour beaucoup de groupes ayant la même

origine. Elle n'offre qu'une représentation pauvre dans les continents de l'hémisphère sud restés plus isolés, Amérique du Sud (schéma de dispersion paléo-américain) et Australie. Cette sous-tribu, substitut taxonomique et écologique des *Phanaeina* et *Dichotomina*, a développé également un comportement très évolué, mais totalement différent, sans protection de la boule de nidification par une couche de terre.

Chez le reste des *Scarabaeinae*, plusieurs genres de *Canthonina* américains de la tribu des *Scarabaeini*, couvrent leurs boules de nidification avec de la terre. A notre connaissance le même procédé se rencontre aussi chez un *Sisyphina* de l'île Maurice, le genre *Nesosisyphus* qui fabrique des petites boules, et chez quelques espèces du genre néotropical *Eurysternus* (*Eurysternini*). (travaux non publiés)

La discussion précédente sur la nidification des *Scarabaeini* montre que :

1) l'élaboration des boules de nidification recouvertes de terre constitue un procédé correspondant à des étapes très évoluées du comportement du groupe ;

2) jusqu'à présent ce comportement n'est connu que chez des groupes considérés comme gondwaniens, à l'exception de *Nesosisyphus*, appartenant à une sous-tribu qui suit en Amérique le schéma de dispersion paléo-américain ;

3) des boules fossiles qui correspondent à ce type ont été trouvées en très nombreux exemplaires, uniquement en Amérique, dans des terrains remontant à l'Oligocène, ou au Crétacé si la datation des couches de l'Uruguay se confirmait ;

4) ces boules de nidification pourraient appartenir, pour la plupart, à des groupes très semblables aux *Phanaeus* et *Dichotomius* actuels ; quelques-unes ressemblent à celle d'un *Scarabaeini* du type *Malagoniella*.

En conclusion, ces groupes, exclusivement gondwaniens, non seulement existaient à l'Oligocène, mais ils avaient déjà établi à cette époque des normes très complexes de comportement. Ces particularités de comportement sont caractéristiques des genres ou même des espèces d'un genre (*Dichotomius*) ; on doit donc supposer que ces niveaux de différenciation taxonomique existaient déjà à l'Oligocène.

Le procédé précis et complexe qui atteint son sommet dans la formation par la femelle d'une boule de nidification recouverte de terre, ne peut être apparu tout à coup ; nos connaissances sur l'évolution du comportement nous permettent de supposer que les ancêtres de ces groupes, qui ont une distribution fossile et actuelle gondwanienne, principalement américaine, nous y insistons, remontaient au Jurassique Moyen. Cette ancienneté s'accorderait avec le schéma d'évolution des Insectes, comme avec l'identification des groupes mentionnés comme gondwaniens.

En accord avec le schéma évolutif général du groupe, Halflter et Matthews (1966) supposent que les *Scarabaeinae*, qui constituent un groupe naturel, essentiellement coprophage et secondairement partiellement nécrophage, habitant l'Amérique du Sud, évoluèrent à partir des *Scarabaeidae* les plus primitifs, saprophages, pendant le Mésozoïque ; cette évolution fut sans doute favorisée entre autres raisons, par l'apparition en abondance d'excréments de Vertébrés terrestres. Seule une telle ancienneté permet d'expliquer la diversification et la spécialisation en différents modèles de comportement et de domaines écologiques que présentent les *Scarabaeinae* ; elle permet également d'expliquer l'apparition de changements morphologiques profonds en corrélation avec ces différents modèles de comportement : pièces buccales avec les parties incisives membraneuses (Halflter et Matthews, 1966 ; 241-248) ; changements dans la morphologie de la larve de la pupe en relation directe avec le développement à l'intérieur de la boule de nidification (loc. cit. : 180-186 ; Edmonds et Halflter, 1972) ; changements anatomiques du tube digestif liés à l'alimentation à base des micro-organismes du fumier (loc. cit. : 244-248 ; Halflter et Matthews, 1971) et l'extraordinaire réduction des ovaires et des ovarioles qui se rencontre chez tous les *Scarabaeinae*, principalement chez ceux possédant une nidification plus évoluée (loc. cit. ; 249-252), réduction qui ne permet la survivance de l'espèce qu'avec l'utilisation de ces systèmes de nidification si efficaces, qui diminuent drastiquement la mortalité des formes juvéniles.

## BIBLIOGRAPHIE

- 1908 (1970). BALL, C. E. — Barriers and Southward dispersal of the holartic boreomontane element of the family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 17 : 91-112.
1956. BALTHASAR, V. — Fauna CSR, 8 ; Lamellicornia, 1, 287 pages. Československá Akademie Věd, Praha.
1955. CROSBY, R. A. — The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Nathaniel Lloyd & Co., Ltd. London, 187 pages.
1957. DARRINGTON JR., Ph. J. — Zoogeography : the Geographical Distribution of Animals, John Wiley & Sons, Inc., 675 pages.
1965. DARRINGTON JR., Ph. J. — Biogeography of the Southern End of the World. Distribution and history of far-southern life and land, with an assessment of Continental Drift. Harvard University Press, 236 pages.
1931. DUNN, E. R. — The herpetological fauna of the Americas. *Copeia*, 1931 : 106-119.
1971. EDMONDS, W. D. et G. HALFFTER. — A Taxonomic and Biological Study of the Immature Stages of some new world Scarabaeinae (Coleoptera : Scarabaeidae). *An. Esc. nac. Cienc. biol. Méx.*, 20 (en presse).
1972. EDMONDS, W. D. — Comparative Skeletal Morphology, Systematics and Evolution of the Phanaeinae Dung Beetles (Coleoptera : Scarabaeidae). *University of Kansas Science Bull.*, 49 (11) : 731-874.
1959. HALFFTER, G. — Etología y Paleontología de Scarabaeinae. *Ciencia (Méx.)*, 19 (8-10) : 165-178.
1962. HALFFTER, G. — Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Méx.*, 5 (4-5) : 1-17.
1962. HALFFTER, G. et A. MARTÍNEZ. — Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel (Coleopt., Scarab., Geotr.), *Ciencia (Méx.)*, 21 (4) : 145-159, 2 pl., 1 carte.
- 1964a. HALFFTER, G. — La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana*, 6 : 1-108, 9 cartes.
- 1964b. HALFFTER, G. — Les regiones Néarctica y Neotropical desde el punto de vista de su Entomofauna. *Anis de Segundo Congreso Latino-Americano de Zoología, Sao Paulo*, 1 : 54-61.
1965. HALFFTER, G. — Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 26 : 4-16.
1966. HALFFTER, G. et E. G. MATTHEWS. — The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entom. Mexicana*, 12-14 : 1-312.
1966. HALFFTER, G. et A. MARTÍNEZ. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americana (Coleoptera, Scarabaeidae) (1a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 27 : 89-177, 7 pl.
1967. HALFFTER, G. et A. MARTÍNEZ. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (2a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 28 : 79-116, 1 pl.
1968. HALFFTER, G. et A. MARTÍNEZ. — Revisión Monográfica de los Canthonina Americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (3a. parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 29 : 209-290, 9 pl.
1963. HOWDEN, H. F. et A. MARTÍNEZ. — The New Tribe Athyreini and its included Genera (Coleoptera : Scarabaeidae, Geotrupinae). *Canadian Entom.*, 95 (4) : 345-352.
1966. HURLEY, P. M. — The Confirmation of Continental Drift. *Scientific American*, 218 (4) : 52-64.
1961. JEANNEL, R. — La Gondwana et le peuplement de l'Afrique. *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., sér. in-8°*, Sc. Zool., n° 402, 161 pp., Tervuren, Belgique.
1915. MATTHEW, W. D. — Climate and Evolution. *N. Y. Acad. Sci.* 24 : 171-318. Reprinted 1939, *Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci.* 1, 223 pages.
1961. MATTHEWS, E. G. — A Revision of the Genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana (New Series)*, 61, 139 pages, 8 pl.
1966. MATTHEWS, E. G. — A Taxonomic and Zoogeographic Survey of the Scarabaeinae of the Antilles (Coleoptera : Scarabaeidae). *Mem. Amer. Ent. Soc.*, 21, 133 pages.
1968. MATTHEWS, E. G. et G. HALFFTER. — New data on American *Copris* with discussion of a fossil species (Coleopt., Scarab.). *Ciencia (Méx.)*, 26 (4) : 147-162.
1968. RAPOPORT, E. H. — Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo con especial referencia a la Región Neotropical. in : DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. & E. H. RAPOPORT (Eds.) « Biologie de l'Amérique Australe », 4 : 55-110, Ed. C.N.R.S., Paris.
1962. RAUC, O. — Les integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2 (8) : 131-140.
1968. RAUC, O. — Peuplement en vertébrés tetrápodos de l'Amérique du Sud. in : « Biologie de l'Amérique Australe », 4 : 215-260. Ed. C.N.R.S., Paris.

1940. SIMPSON, G. G. — Mammals and land bridges. *J. Washington Acad. Sci.* 30 : 137-163.  
1966. SHAROV, A. G. — Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press., 271 pags.  
1949. SMITH, H. M. — Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Ann. Assoc. Amer. Geog.*, 39 (3) : 219-238.  
1969. UDVARDY, M. D. F. — Dynamic Zoogeography with Special Reference to Land Animals. Van Nostrand Reinhold Company, 445 pags.

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. Paulian.*

Si, en apparence, la faune de Scarabéides coprophages malgaches peut sembler plus nettement gondwaniennne, avec affinités australiennes, que la faune africaine, il peut s'agir d'une apparence due au fait que la faune malgache ne comporte pas d'Ongulés. Aussi les *Canthonina* malgaches, humicoles, ont pu se diversifier à partir de quelques types isolés, tandis que les *Scarabaeina* n'ont pas trouvé de niches favorables et sont restés isolés. Mais le poids taxonomique de ces *Scarabaeina* est aussi considérable, sinon plus, que celui des *Canthonina*.